

SÉRIE A N° 919
N° D'ORDRE: 1740

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

PAR

Marc ROMIEU

Docteur en médecine,
Licencié es sciences, Diplômé d'études supérieures de sciences naturelles,
Préparateur d'histologie à la Faculté de médecine
de Paris.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES SUR LE SANG
ET SUR LE CORPS CARDIAQUE DES ANNÉLIDES
POLYCHÈTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **5 MAI** 1923, devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY..... *Président.*
JOLEAUD } *Examineurs.*
BLARINGHEM.. }

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1923



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547503_0036

THÈSES
POUR OBTENIR LE GRADE
DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

SÉRIE A N° 919

N° D'ORDRE: 1740

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marc ROMIEU

Docteur en médecine,
Licencié ès sciences, Diplômé d'études supérieures de sciences naturelles,
Préparateur d'histologie à la Faculté de médecine
de Paris.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES SUR LE SANG
ET SUR LE CORPS CARDIAQUE DES ANNÉLIDES
POLYCHÈTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **5 MAI** 1923, devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY..... *Président.*

JOLEAUD..... }
BLARINGHEM.. } *Examineurs.*

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1923

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
PRUVOT.

Émile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
Gaston BONNIER . . . Botanique.
KÉNIGS Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER Chimie organique.
JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET Électrotechnique générale.
WALLERANT Minéralogie.
ANDOYER Astronomie.
PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG Géologie.
H. LE CHATELIER . . Chimie générale.
Gabriel BERTRAND . . Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physiq. mathém.
MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
ABRAHAM Physique.
CARTAN Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD Géométrie supérieure.
LAPICQUE Physiologie.
GENTIL Géographie physique.
VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.
COTTON Physique générale.
DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
C. FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
Léon BERTRAND . . . Géologie appliquée et géologie régionale.
DANGEARD Botanique (Enseignement P. C. N.).
LESPIEAU Théories chimiques.
LEDUC Physique théorique et Physique céleste.
MONTEL Mathématiques générales.
MAURAIN Physique du globe.
N. Anatomie et physiologie comparées.

Professeurs
HÉROUARD Zoologie.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
SAGNAC Physique théorique et Physique céleste.
RABAUD Biologie expérimentale.
PORTIER Physiologie.
BLAISE Chimie organique.
PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).
AUGER Chimie analytique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
GUILLET Physique.

Secrétaire Daniel TOMBECK.



A MON MAITRE
M. LE PROFESSEUR PRENANT

RECHERCHES HISTOPHYSIOLOGIQUES ⁽¹⁾
SUR LE SANG ET SUR LE CORPS CARDIAQUE
DES ANNÉLIDES POLYCHÈTES

CONTRIBUTION A L'HISTOLOGIE COMPARÉE DU SANG

INTRODUCTION

Avant d'aborder l'exposé du résultat des recherches que je poursuis depuis plusieurs années sur le sang des Annélides Polychètes, il me paraît utile de justifier en quelques mots le choix du sujet de ce travail et d'indiquer l'esprit dans lequel il a été conçu.

On pourra se demander tout d'abord quels peuvent être l'intérêt et la portée d'une étude faite dans un groupe aussi restreint et aussi spécial que celui des Polychètes. Je crois qu'il est facile de répondre à une telle question et de montrer l'utilité d'une recherche de ce genre.

Je dois dire que c'est à l'instigation de mon maître, M. le professeur PRENANT, que j'ai entrepris ce travail. Frappé de la variété présentée par l'organisation des Annélides, il a pensé, à juste titre, que l'étude attentive du sang de ces animaux pou-

(1) Le mot histophysiologie est entendu ici dans un sens un peu différent du sens classique. Il s'agit dans ce travail de recherches histologiques où les méthodes microchimiques ont été utilisées pour résoudre certaines questions physiologiques.

vait apporter quelque lumière sur les questions encore obscures de l'hématologie des Vertébrés et contribuer à résoudre des problèmes discutés comme ceux de la structure des hématies, de l'origine de l'hémoglobine, de la valeur des granulations leucocytaires. En ce sens, une telle recherche pouvait offrir quelque intérêt, même pour le biologiste spécialisé dans l'étude de l'Homme et des Mammifères, en lui fournissant, chez des êtres d'organisation plus simple, la clef de certaines dispositions.

Il s'agissait donc avant tout de faire une étude suffisamment précise des éléments du sang, de la nature chimique de leurs inclusions et des substances diverses capables de traduire aux yeux d'un histologiste, le chimisme du milieu intérieur. Pourvu de ces notions, on se trouverait alors en mesure d'établir une comparaison avec le sang beaucoup mieux connu des Vertébrés.

Or, si l'histologie générale du sang commence à posséder quelques données grâce aux travaux d'ensemble de M. CUÉNOT et de M. KOLLMANN, il y a lieu de préciser nos connaissances en s'engageant dans la voie nouvelle de l'histologie comparée.

Comme l'a exposé le professeur PRENANT dans son cours supérieur d'histologie, résumé dans un article de la *Revue Générale des Sciences* (1921) : « L'histologie générale ne fait œuvre que de synthèse. Elle dédaigne d'examiner espèce par espèce, ordre par ordre, la structure de la cellule ou celle du muscle et se borne par l'étude d'un certain nombre d'exemples et au prix d'une généralisation qui est presque une extrapolation à établir le type abstrait de la cellule, celui de la fibre musculaire, celui de l'organe des sens. Elle n'est pas analytique; elle n'est pas zoologique. »

L'histologie comparée au contraire est analytique et zoologique avant tout. Elle nécessite une étude approfondie pour pouvoir fournir des conclusions vraiment générales permettant

d'établir par exemple le minimum d'organisation nécessaire à une fonction donnée.

Ce but ne peut être atteint qu'en restreignant les recherches à un groupe limité.

L'histologie comparée est une science neuve, encore à sa période de formation. Elle ne possède guère que des matériaux épars, et les traités de LEYDIG, de FOL, de SCHNEIDER, le grand ouvrage d'OPPEL qui s'en réclament ont un caractère analytique qui en fait plutôt des recueils de documents pour une histologie comparée qui reste à faire.

Si les études comparatives sont encore peu avancées pour beaucoup de tissus, elles sont pour le tissu sanguin à peine ébauchées. Aussi, le professeur PRENANT pouvait-il écrire : « L'étude systématique du sang dans les divers groupes est à reprendre dans son ensemble sur les bases de l'histologie comparée. »

Il faut donc chercher, sacrifiant au besoin, surtout chez certains types, la morphologie à la physiologie, les substances histologiquement décelables, sinon les types cellulaires représentant le minimum nécessaire aux fonctions générales du sang.

C'est dans l'esprit de l'histologie comparée que les recherches exposées dans le présent travail ont été entreprises. Renonçant à ce qui a été déjà fait et bien fait par d'autres, à aborder le sujet en extension, j'ai voulu, au contraire, gagner en profondeur afin d'avoir des données d'histologie zoologique suffisamment précises pour fournir des documents utiles à l'histologie comparée. Je devais donc forcément me limiter à un groupe restreint.

Limité, le groupe dont j'entreprenais l'étude ne l'était qu'en apparence. Plus j'avais en effet dans mes recherches, plus je m'apercevais que mon sujet s'élargissait, tant sont variées les dispositions morphologiques destinées à assurer la nutrition et l'hématose et j'étais entraîné à faire parmi les Polychètes, des

divisions, des coupures basées sur mes constatations histophysiologiques. Ces divisions se trouvent fréquemment en discordance avec celles de la systématique. La variété des dispositions est telle en effet, même chez des êtres très voisins à d'autres égards, que je puis déclarer sans témérité que l'ordre des Polychètes offre à ce point de vue une diversité au moins aussi grande que tout un embranchement.

Par suite, même en ne prenant que peu de types dans chacun de mes groupes, j'ai été amené à étudier un nombre assez élevé d'espèces. Il m'était impossible de me limiter ici, comme l'a fait BRAZIL (1904) pour l'intestin, et KUKENTHAL (1885) pour le sang, à l'étude d'un seul type et de généraliser mes résultats à l'ordre tout entier. Et cependant, malgré le nombre des espèces passées en revue, j'aurais dû les multiplier encore. Je risquais dans ce cas d'allonger démesurément mon travail. Il fallait me restreindre. Je crois pourtant avoir fourni des exemples assez variés pour faire connaître les principales dispositions qu'on peut rencontrer chez les Polychètes pour réaliser la formule d'un sang.

C'est cette variété même dans les dispositions qui m'a poussé, contrairement à mon intention première à renoncer à l'étude des Oligochètes, d'ailleurs plus homogènes et mieux connus. Ils pourraient être classés en bloc dans un des groupes histophysiologiques que j'ai tracés. Aussi n'ai-je envisagé les résultats obtenus chez eux qu'au point de vue comparatif.

Pour justifier de façon complète le choix du sujet de ces recherches, il faut établir, ce qui est facile, que nos connaissances relatives au sang et au liquide coelomique des Annélides Polychètes étaient encore fragmentaires et demandaient à être complétées.

Si l'on parcourt, en effet, les innombrables travaux consacrés déjà à l'étude des Polychètes, on est frappé de voir que si la

morphologie externe, l'anatomie et même la structure interne sont bien connues au moins pour certaines familles, l'histologie et la physiologie du sang ont été très négligées par les auteurs. Au début de son travail sur la *Nereis fucata*, CHARRIER (1921) insiste avec raison sur ce point : « L'étude des leucocytes des Annélides Polychètes n'est encore qu'ébauchée, soit que les auteurs qui se sont occupés de ces animaux les aient passés sous silence, soit qu'ils les aient étudiés d'une façon trop sommaire. » Le mémoire de CHARRIER est relatif aux transformations musculaires lors de la métamorphose et n'apporte pas de faits nouveaux relatifs aux leucocytes.

Il est curieux de constater que les auteurs anciens presque seuls, observateurs remarquables, comme de QUATREFAGES et CLAPARÈDE, aient eu leur attention attirée sur le sang et la lymphe. Mais si l'on parcourt les études monographiques consacrées aux Polychètes depuis une cinquantaine d'années, on est surpris de n'y trouver rien ou presque rien sur les éléments du sang, les observateurs se tenant pour satisfaits lorsqu'ils ont prononcé le mot vraiment un peu vague d'*amœbocyte*.

Je ne ferai d'exception, bien entendu, que pour les quelques pages consacrées au sang des Annélides dans les remarquables travaux d'ensemble auxquels nous avons déjà fait allusion et pour un petit nombre de mémoires très fouillés sur lesquels nous aurons l'occasion de revenir bientôt et dans lesquels la cytologie sanguine n'a point été négligée.

Malgré ces travaux, nos connaissances relatives à l'histologie et à la physiologie de la lymphe périviscérale sont encore peu avancées. Elles le sont moins encore en ce qui concerne le sang proprement dit, le sang vasculaire.

Il faut dire que l'étude du sang vasculaire chez les Annélides est rendue particulièrement difficile par suite de sa faible quantité et ne peut guère être abordée que par la méthode des

coupes, et encore de très bonnes coupes sont-elles nécessaires. Aussi, cette étude a-t-elle été négligée de façon presque complète, malgré son intérêt.

J'ai cherché dans ce travail à combler ces diverses lacunes, d'autant plus graves que les Polychètes représentent, au point de vue de la disposition de l'appareil circulatoire une organisation relativement élevée et en somme assez voisine de celle des Vertébrés. La comparaison des éléments de leur sang avec ceux aujourd'hui très bien connus de ces derniers ne peut être que fructueuse.

J'ai joint aux observations cytologiques et microchimiques que j'ai faites sur le sang des Polychètes quelques recherches sur l'hématopoïèse et sur cet organe énigmatique auquel SALENSKY (1883) a donné le nom de *corps cardiaque*, car certains auteurs ont voulu lui attribuer un rôle dans la production des éléments du sang ou des pigments respiratoires.

Pour fournir des documents à l'histologie comparée du sang, il importait d'appliquer aux Invertébrés les méthodes couramment employées en hématologie. C'est ce que j'ai fait dans une large mesure, utilisant pour tous les types étudiés le triacide d'Ehrlich et les colorants neutres à base d'éosinates d'azur et de bleu de méthylène. Le champ à explorer était si vaste et si nouveau que j'ai dû me servir de façon courante des procédés de l'histologie morphologique.

Mais je ne me suis point limité là, car l'histologie, pour atteindre son but qui est la connaissance de la biologie cellulaire, doit se tenir en rapports étroits avec la physiologie et les sciences physiques et leur emprunter leurs méthodes. Aussi, ai-je utilisé les procédés analytiques de la chimie, les méthodes expérimentales de la physiologie, voire même les procédés de polarisation ou de spectroscopie de la physique pour débrouiller certaines questions obscures que les méthodes morpholo-

giques employées seules eussent été impuissantes à résoudre. C'est ainsi par exemple que j'ai pu établir la véritable nature des granulations du corps cardiaque et des grains bruns des hématies dont je montre l'existence générale, celle des inclusions réfringentes de ces mêmes hématies, celle du pigment vert du *Chétoptère* pour ne citer que quelques exemples.

On voit ainsi, de plus en plus, la nécessité de la collaboration de plusieurs sciences pour la solution de certains problèmes. Cette collaboration est désormais la condition du progrès dans les sciences biologiques.

Telles sont les considérations qui ont présidé au choix de ce travail et la méthode qui a permis de le réaliser. Je souhaite que son exécution ne soit pas trop indigne du maître qui l'a inspiré et qui n'a cessé de me guider de ses savants conseils au cours de mes recherches.

Il reste pour moi un agréable devoir à remplir, celui de remercier tous ceux qui m'ont aidé dans ma tâche. Je prie tout d'abord mon maître, M. le professeur PRENANT, de vouloir bien agréer l'expression de ma profonde reconnaissance pour m'avoir suggéré ce beau sujet de travail et n'avoir cessé de m'encourager au milieu des difficultés de son exécution.

Je le remercie pour tout ce qu'il m'a appris dans le domaine de l'histologie théorique et dans celui de la technique et pour l'heureuse influence qu'il a eue sur mon esprit. Je le prie très respectueusement d'accepter la dédicace de cette œuvre. Ce n'est qu'un bien faible hommage pour tout ce que je lui dois.

C'est dans son laboratoire et sous sa haute direction que ces recherches ont été exécutées pour la plus grande partie, mais comme on le conçoit aisément, un tel sujet nécessitait des séjours prolongés au bord de la mer et j'ai usé largement de l'hospitalité qu'ont bien voulu m'accorder les directeurs des divers laboratoires où j'ai travaillé.

Je dois tout d'abord l'expression de ma vive gratitude à M. le professeur CAULLERY, professeur à la Sorbonne, pour le grand honneur qu'il m'a fait en acceptant la présidence de cette thèse. Je la lui dois aussi pour le bienveillant accueil qu'il m'a réservé dans la station qu'il dirige avec autant de science que d'aménité.

Une partie de ces recherches a été faite en effet à la station zoologique de Wimereux. C'est là qu'il m'a été donné d'observer que la benzidine colorait électivement le système nerveux de quelques Invertébrés. Je garde le meilleur souvenir de ce laboratoire remarquablement placé et outillé, où l'émulation est si grande entre les travailleurs et je remercie M. SOLLAUD, agrégé-préparateur au laboratoire, pour tous les services qu'il m'a rendus.

Le regretté professeur EDMOND PERRIER, membre de l'Institut, Directeur du Muséum d'histoire naturelle, a droit aussi à l'expression de ma vive gratitude que je ne puis malheureusement adresser qu'à sa mémoire. Je ne pourrai oublier l'accueil qu'il m'a fait dans son laboratoire de St-Vaast où j'ai séjourné plusieurs mois et observé un grand nombre d'espèces.

Ma reconnaissance va aussi à l'un de mes premiers maîtres, M. le professeur DUBOSCQ, Directeur de la station zoologique de Cette, que je remercie de m'avoir permis de faire plusieurs fructueux séjours dans le laboratoire qu'il dirige.

Je dois aussi des remerciements à M. le professeur MERCIER dont j'ai reçu fréquemment à Paris des échantillons vivants en parfait état provenant de son laboratoire de Luc-s.-Mer, ainsi qu'à M. FAUVEL, professeur à l'Institut catholique d'Angers, pour tous les renseignements qu'il a bien voulu me fournir et pour les échantillons qu'il m'a adressés. Je remercie également M. J. JOLLY, Directeur de laboratoire au Collège de France, pour les utiles conseils qu'il m'a donnés.

Mes remerciements les plus vifs vont aussi à M. MARCEL PRENANT, agrégé-préparateur à l'École Normale supérieure, pour avoir bien voulu récolter plusieurs espèces à mon intention. M. R. HERPIN, de Cherbourg, m'a adressé à maintes reprises des échantillons vivants dont j'ai pu tirer le meilleur parti. Je l'en remercie bien cordialement.

Je n'aurai garde d'oublier aussi tout ce que je dois à M. le professeur GRAVIER, membre de l'Institut, professeur au Muséum d'histoire naturelle, pour m'avoir libéralement offert les ressources de son laboratoire et de son incomparable bibliothèque et m'avoir aidé par de précieux renseignements. Je le prie d'agréer ici mes plus respectueux remerciements.

J'adresse enfin l'expression de ma sincère reconnaissance à mon maître, M. le professeur VIALLETON, professeur à la Faculté de Médecine de Montpellier, qui m'a initié à l'histologie, et à M. PAVILLARD, professeur de botanique à la même université dont j'ai suivi, tout jeune, les leçons et à qui je dois mon goût pour les sciences naturelles.

J'offre en terminant mon amical souvenir à mes collègues et aux autres travailleurs du laboratoire de recherches.

TECHNIQUE ET ESPÈCES ÉTUDIÉES

Il est d'usage de consacrer quelques pages à la description des techniques employées. Je le ferai brièvement pour ne pas allonger outre mesure ce travail et aussi parce que je m'en suis tenu le plus souvent aux méthodes de la technique classique. Ces procédés sont en effet parfaitement applicables aux Annélides.

a. *Fixations* : Pour le travail courant j'ai utilisé surtout le liquide de BOUIN, le liquide de DUBOSCQ-BRASIL, le liquide de ZENKER additionné de formol suivant la méthode de HELLY. Tous ces fixateurs donnent de bons résultats à condition d'apporter quelque soin à l'inclusion.

Le liquide de FLEMMING, qui se montre excellent pour les petites espèces, est mauvais pour les grosses à cause de son faible pouvoir de pénétration.

Le liquide de PERENYI, très en faveur auprès des Annélistes, ne donne que des résultats inférieurs aux précédents. On sait qu'il se ramène en dernière analyse à de l'alcool acidifié par l'acide nitrique.

Le liquide de DEKHUYSEN (1903) isotonique à l'eau de mer ne m'a pas paru avoir d'avantage particulier.

J'ai toujours eu le soin d'étourdir l'animal avant de le fixer soit par l'alcool faible, soit par l'eau distillée, pour éviter des contractions trop énergiques.

Pour les recherches microchimiques j'ai utilisé les fixateurs indifférents, alcool absolu, formol de 10 à 20 p. 100; mais quelquefois aussi le liquide de BOUIN.

Les inclusions ont été faites le plus souvent à la paraffine qui

a l'avantage de permettre les coupes fines et les séries. J'ai cependant employé quelquefois l'inclusion à la celloïdine qui ne m'a pas paru avoir de supériorité, si ce n'est de mieux conserver les rapports.

Les inclusions à la paraffine et les coupes en série sont indispensables dans l'étude du sang vasculaire. Le liquide coelomique ou lymph périsviscérale s'étudie mieux, au contraire, sur les frottis. Les meilleurs résultats sont donnés par les empreintes, car l'étalement écrase souvent les éléments volumineux.

La méthode de fixation par dessiccation est pratiquement impossible chez les Invertébrés. Comme l'a montré M. J. JOLLY (1902) le seul procédé scientifique dans l'étude du sang est la fixation par voie humide, la dessiccation déterminant des changements de structure en particulier dans le noyau. La grosseur des éléments ne permet pas ce mode de fixation chez les Polychètes. J'ai utilisé, par contre, la chaleur à 110°. Quoique donnant de médiocres résultats chez les Annélides, ce procédé est indispensable pour s'assurer des affinités réelles de certaines granulations.

b. *Colorations générales* : Dans une recherche d'ordre hématologique, surtout lorsqu'on veut obtenir des données comparatives, l'analyse chromatique est d'une haute importance. Suivant le conseil donné par M. KOLLMANN, j'ai évité les colorants contenant des mordants qui risquent de fausser les résultats.

J'ai utilisé aussi bien sur coupes que sur frottis la plupart des teintures couramment employées dans l'hématologie des Vertébrés : le triacide d'EHRlich, le GIEMSA, le TRIBONDEAU, le LEISHMAN, le panchrome de PAPPENHEIM, le polyéosinate d'HOFFMANN-LA ROCHE. J'ai employé également le bleu de méthylène-éosine et le vert de méthyle-éosine. Comme colorants acides j'ai utilisé aussi l'orange G, l'aurantia, l'acide picrique,

l'éosine lente; comme couleurs basiques, le vert de méthyle, le bleu de méthylène, le magenta, la safranine, le brun bismarck, la thionine, le bleu de toluidine.

Pour les coupes, j'ai utilisé fréquemment aussi l'hématéine-éosine, la safranine-vert lumière, la safranine-acide picrique, la triple coloration de PRENANT, l'hématoxyline ferrique avec coloration de fond à l'éosine ou à l'aurantia.

La méthode de MANN, le bleu polychrome de UNNA avec différenciation à l'éther glycérique m'ont donné des résultats particulièrement beaux.

c. *Colorations vitales* : J'ai employé dans une large mesure les observations sur le vivant souvent trop négligées. Elles sont capitales pour l'étude des hématies que les meilleurs fixateurs altèrent de façon considérable.

Les colorants vitaux ont été fréquemment utilisés, spécialement pour l'étude des globules rouges. J'ai été particulièrement satisfait, à ce point de vue, du bleu de méthylène et du bleu de crésyl brillant qui donnent les résultats les plus nets et ont sur d'autres comme le rouge neutre l'avantage de ne pas précipiter au contact de l'eau de mer. Avec ce dernier, les résultats sont moins bons et on ne peut éviter les cristaux.

d. *Colorations spéciales et microchimiques* : Comme méthodes mitochondriales, j'ai employé de façon courante la méthode de REGAUD, plus rarement celle de BENDA.

Pour la recherche des lipoides, j'ai utilisé la méthode de CIACCIO, employant comme colorant nucléaire l'hémalun de MAYER ou l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN.

Pour les graisses, je me suis servi du Soudan III, du ponceau R, de l'acide osmique et des fixateurs osmiés et j'ai même eu l'occasion d'employer la chétoptérine dont j'ai noté l'électivité pour les graisses.

Pour la recherche du fer, j'ai utilisé la méthode du bleu de

Prusse consistant en un démasquage par l'alcool acide et une précipitation par le ferrocyanure de potassium.

J'ai décelé les corps puriques par la réaction de la murexide et celle de GORUP-BESANEZ. Sur coupes j'ai utilisé les procédés basés sur des combinaisons argentiques de COURMONT et ANDRÉ et d'ACHUCARRO. Pour la guanine je me suis servi des réactions de WEIDEL et de CAPRANICA.

La réaction de MILLON et la réaction xanthoprotéique m'ont permis de mettre en évidence les albuminoïdes.

J'ai recherché les oxydases par le procédé de SCHULTZE où j'ai remplacé avec profit le naphthol α par le thymol. J'ai eu de bons résultats aussi avec la para-nitrosodiméthylaniline et le naphthol α . Pour les peroxydases, j'ai employé la benzidine en présence d'eau oxygénée, et ce même réactif m'a servi à la recherche de l'hémoglobine et s'est montré dans quelques groupes d'Annélides un colorant électif du système nerveux.

Je ne décrirai pas ici, l'ayant déjà fait ailleurs, les méthodes que j'ai employées, parmi lesquelles une méthode personnelle à l'or, pour la mise en évidence de la strie bordante dans les hématies des Annélides de l'Homme et des Vertébrés.

Enfin, les injections physiologiques de carmin ammoniacal, de carmin d'indigo, de suspension d'encre de Chine et de carmin ont été utilisées dans quelques cas particuliers. Pour l'étude de certains pigments, je me suis servi des procédés de la chimie et même de certaines méthodes de la physique sur lesquels je n'insisterai pas ici.

Après ces renseignements relatifs à la technique employée, j'indiquerai ci-dessous la liste des espèces sur lesquelles a porté mon étude :

Famille des Phyllodociens :

Eulalia viridis. Müller.

Phyllodoce mucosa. CErsted.

Psammolyce arenosa. Kinberg.

Famille des Syllidiens :	<i>Syllis</i> sp.
Famille des Aphroditiens :	<i>Aphrodite aculeata</i> . L. <i>Lepidonotus squamatus</i> . L. <i>Sthenelais boa</i> . Johnston.
Famille des Néréidiens :	<i>Perinereis cultrifera</i> . Gr. <i>Perinereis Marioni</i> . Aud. et Edw. <i>Nereis irrorata</i> . Mgr. <i>Nereis diversicolor</i> . O. F. Müller.
Famille des Nephthydiens :	<i>Nephthys scolopendroides</i> . D. Ch. <i>Nephthys caeca</i> . Fabricius.
Famille des Eunicien :	<i>Eunice Harassii</i> . Aud et Edw. <i>Marphysa sanguinea</i> . Aud et Edw. <i>Lumbriconereis Nardonis</i> . Grube. <i>Lumbriconereis coccinea</i> . Grube.
Famille des Glycériens :	<i>Glycera tessellata</i> . Kef. <i>Glycera convoluta</i> . Kef. <i>Glycera capitata</i> . Ersted.
Famille des Chétoptériens :	<i>Chætopterus variopedatus</i> . Renier.
Famille des Mageloniens :	<i>Magelona papillicornis</i> . O. F. Müller.
Famille des Cirratuliens :	<i>Audouinia tentaculata</i> . Clpd. <i>Dodecaceria concharum</i> . Erst.
Famille des Térébelliens :	<i>Amphitrite Edwardsii</i> . Ofg. <i>Amphitrite rubra</i> . Risso. <i>Lanice conchilega</i> . Pallas. <i>Pista cristata</i> . O. F. Müller. <i>Terebella lapidaria</i> . Kähler. <i>Polycirrus hæmatodes</i> . Clpd.
Famille des Amphicténiens :	<i>Pectinaria auricoma</i> . O. F. Müller.
Famille des Capitelliens :	<i>Notomastus Benedeni</i> . Clap. <i>Notomastus latericeus</i> . Sars.
Famille des Ophéliens :	<i>Travisia Forbesii</i> . Johnston.
Famille des Maldaniens :	<i>Clymene lumbricoides</i> . Aud et Edw. <i>Petaloproctus spatulatus</i> . Qfg. — <i>Johnstonia</i> sp.
Famille des Arenicoliens :	<i>Arenicola marina</i> . L. <i>Arenicola Grubii</i> . Clpd.
Famille des Chlorémiens :	<i>Siphonostoma diplochaitos</i> . Otto. <i>Stylarioides monilifer</i> D. Ch. <i>Chloræma Dujardini</i> . Qufig.
Famille des Sabelliens :	<i>Sabella pavonina</i> . Sav. <i>Spirographis Spallanzanii</i> . Viviani.
Famille des Serpuliens :	<i>Branchiomma vesiculosum</i> . Mont. <i>Serpula infundibulum</i> . Mont. <i>Pomatoceros triqueter</i> . Dell. Ch.

HISTORIQUE

L'étude des Polychètes a donné lieu déjà à un nombre fort élevé de travaux. Les recherches bibliographiques sont rendues de ce fait particulièrement longues et pénibles.

Or, la question des éléments du sang de ces animaux ayant été fort négligée, comme nous l'avons déjà indiqué, il faut souvent parcourir un grand nombre d'ouvrages pour trouver seulement quelques lignes à ce sujet et bien souvent on ne trouve rien.

Aussi nous limiterons-nous ici à un bref exposé historique. Il sera court pour deux raisons : d'abord parce qu'il m'a paru avantageux de fragmenter les indications bibliographiques dans chacun des paragraphes qui constituent la première partie de ce travail. Nous aurions sans cela été tenu à de nombreuses répétitions. Beaucoup de travaux ne donnant que quelques mots sur le sang ne peuvent guère figurer dans une mise au point qui doit forcément garder un caractère général. De plus, les travaux consacrés spécialement à l'étude du sang des Polychètes étant peu nombreux ne réclament pas des développements prolongés. Nous nous contenterons de tracer ici l'évolution des recherches en ne faisant allusion qu'aux travaux les plus importants.

La couleur du sang fut un des premiers caractères qui attirèrent l'attention des anciens auteurs.

CUVIER avait réuni d'une façon un peu hâtive les Annélides et quelques groupes voisins sous le nom de *Vers à sang rouge*; de BLAINVILLE (1828), MILNE-EDWARDS (1837) puis de QUATREFAGES (1850) découvrirent des types pourvus d'un sang incolore ou à peine coloré. Enfin MILNE-EDWARDS, DUJARDIN et de QUATRE-

FAGES montrèrent l'existence de Polychètes à sang vert. La dénomination de CUVIER cessait d'être valable, mais elle suffit à montrer que le pigment respiratoire rouge est le plus répandu chez les Polychètes, ce pigment étant le plus souvent, comme nous le verrons, l'hémoglobine.

De BLAINVILLE (1828) avait indiqué l'*Aphrodite hérissée* comme une exception à la définition de CUVIER. PALLAS avait trouvé, en effet, chez l'*Aphrodite* dans les vaisseaux un sang incolore qu'il avait nommé lymphé. CUVIER tenait si bien à sa dénomination qu'il voulut nier l'observation de PALLAS. Il déclare, en effet, dans son *Règne Animal* (1829) qu'il croit avoir observé du sang rouge chez l'*Aphrodite squamata*. Il a sans doute été trompé par la teinte de la chaîne nerveuse.

C'est à MILNE-EDWARDS (1837) qu'on doit les plus importantes découvertes sur la coloration du sang. Il le trouva jaunâtre dans le genre *Polynoë*, incolore chez le *Sigalion*. Il observa aussi l'existence d'un sang vert chez les Sabelliens, les Serpuliens et quelques Térébelliens. De ses constatations il tire la conclusion que la couleur du sang chez les Annélides, contrairement aux idées de CUVIER, peut varier dans de grandes proportions même dans des genres voisins.

QUATREFAGES découvrit un sang incolore chez beaucoup d'Aphroditien et chez les Syllidiens. Il montra que la coloration verte du sang est générale chez les Sabelliens sauf chez la *Sabella saxicava* dont le sang est rouge foncé.

Après le caractère de la coloration, l'attention des observateurs fut attirée par les éléments contenus dans le liquide cœlomique et spécialement par les globules colorés. Dès 1833, R. WAGNER avait découvert des hématies dans le liquide cavitaires d'une Térébelle.

MILNE-EDWARDS (1837) fut le premier à affirmer la présence générale des leucocytes granuleux chez les Chaetopodes dont

WHARTON JONES (1846) établit l'existence chez la plupart des Invertébrés, mais l'auteur dont les recherches contribuèrent le plus à faire connaître le rôle du liquide coelomique, c'est de QUATREFAGES (1850).

C'est à lui qu'on doit la découverte des hématies chez un *Polycirrus* (son *Apneumée*) et chez deux espèces de *Glycères* de Saint-Vaast (1850). L'année suivante, WILLIAMS trouvait aussi des globules rouges chez la *Glycera alba* et VAN BENEDEN (1857) les découvrait chez les Capitelliens. CLAPARÈDE (1864) redécouvrit les hématies du *Polycirrus hæmatodes*, son *Aphlebina*. Il confirmait les faits observés déjà par QUATREFAGES.

Le traité de QUATREFAGES (1865) constitue une mise au point des connaissances relatives à l'anatomie et à la physiologie des Polychètes ; l'auteur consacre quelques pages au sang et surtout au liquide coelomique dont il a largement contribué à faire connaître la physiologie. Un des premiers, il signale la présence de globules incolores dans le sang vasculaire de sa *Syllis armée* qui est un Hésionien.

CLAPARÈDE (1867), dans son grand ouvrage sur les Annélides du golfe de Naples, apporte des observations nouvelles sur les éléments de la lymphe de plusieurs espèces. Il décrit des globules dans l'appareil circulatoire chez quelques types et signale la coexistence d'hématies dans le coelome avec un appareil circulatoire à sang rouge chez la *Terebella lapidaria*.

Après cette période d'observations purement morphologiques, paraissent les travaux physiologiques de RAY-LANKESTER (1869-70-72) et de KRUKENBERG (1880-82), qui étudient de près la nature des pigments de teintes variées signalés par les anciens auteurs dans le sang des Polychètes.

Les recherches sur les éléments du sang deviennent alors plus précises. En 1885, paraît le travail de KUKENTHAL, important quoique bref. C'est la première étude cytologique de la lymphe

des Annélides. Il observe le genre *Tabifex* et cherche à généraliser ses résultats à l'ensemble des Chétopodes. Il envisage les rapports des cellules lymphoïdes avec les chloragogènes qu'il considère comme résultant de leur accollement aux vaisseaux. C'est à lui qu'on doit la première observation des organes lymphoïdes juxtanéphridiaux.

BLOMFIELD et BOURNE (1881) signalent des globules dans le sang circulant de quelques espèces. Au cours d'études anatomiques, MEYER (1887) et CUNNINGHAM (1888) signalent de semblables cellules chez plusieurs espèces.

En 1887, EISIG publie sa monumentale monographie consacrée aux Capitelliens. Il donne une description des hématies de ces Annélides où sont précisées les notions anciennes de VAN BENEDEN (1857).

Viennent ensuite les importants travaux de M. CUÉNOT (1889-1891-1897). Son mémoire de 1891 est un grand travail d'ensemble qui embrasse le règne animal entier. Dans ce travail une quarantaine de pages sont consacrées aux Polychètes. Les amibocytes, les hématies sont étudiées assez brièvement, puis les glandes lymphatiques parmi lesquelles l'auteur range les chloragogènes, enfin les glandes qu'il considère comme productrices d'hématies. Une deuxième partie est consacrée au sang vasculaire, à ses globules et au corps cardiaque de deux espèces, organe que l'auteur considère comme une glande lymphatique.

Le travail de CUÉNOT, en ce qui concerne les Polychètes, est une revue d'ensemble et une confirmation des résultats antérieurs, auxquels l'auteur a ajouté des observations nouvelles, spécialement en ce qui concerne les organes lymphoïdes. Nous aurons l'occasion de faire souvent allusion aux principales idées soutenues dans ce mémoire. En 1897, le même auteur consacre un nouveau travail à l'étude des glandes lymphoïdes.

En 1893, paraît le travail de KNOLL qui contient quelques

observations portant sur plusieurs groupes d'Invertébrés dont les Polychètes.

BENHAM (1897) donne une étude sur le sang de la *Magelona* déjà sommairement étudié par MAC-INTOSH (1878) et montre la présence chez cet Annélide de minuscules hématies, très altérables. La même année, PICTON (1897-1898), au cours de travaux consacrés au corps cardiaque, fait quelques remarques sur les éléments du coelome.

GOODRICH (1898) étudiant les néphridies signale quelques faits relatifs aux éléments du sang. De même, M. GRAVIER (1897) et M. FAUVEL (1897), dans les mémoires très complets consacrés aux Phyllodociens et aux Ampharédiens, observent les éléments du coelome et du sang de ces animaux.

Il faut signaler d'une façon toute spéciale le travail très fouillé consacré par MM. CAULLERY et MESNIL (1896) aux formes épitoques des Cirratuliens où ces auteurs ont suivi d'une façon particulièrement précise l'évolution des leucocytes du coelome.

Depuis cette époque, un grand nombre de monographies ont été consacrées aux Polychètes, mais les auteurs semblent s'être désintéressés d'une façon presque complète des éléments du sang.

C'est alors que paraît l'important travail de M. KOLLMANN (1908) embrassant comme celui de M. GUÉNOT une grande partie du règne animal. Fait dans un autre esprit, avec une technique plus moderne, il apporte quelques notions précises en ce qui concerne les éléments du coelome que l'auteur a seuls étudiés. Quelques pages sont consacrées aux Polychètes.

Depuis cette époque, on ne trouve presque rien sur la cytologie du liquide cavitaire et du sang circulant.

Il n'y a guère que le travail de A. DEHORNE (1914) consacré aux cellules graisseuses qui remplissent le coelome de la *Nereis fucata*.

On voit donc qu'à part les études de KUKENTHAL (1885) et les travaux d'ensemble de CUÉNOT (1891), de KNOLL (1893) et de KOLLMANN (1908), nous ne possédons que peu de chose sur le sang des Annélides et encore faut-il remarquer que ces travaux embrassant presque tout le règne animal, s'ils ont fourni quelques données intéressantes à l'histologie générale du sang, n'ont pu aller très loin dans le détail.

Limités à trop peu d'espèces, ils n'ont pu apporter en ce qui concerne les Polychètes que des données fragmentaires qu'il importait de compléter de façon à pouvoir tenter une comparaison du sang de ces animaux avec le sang des Vertébrés.

Une tentative de ce genre a déjà été faite dans un groupe de Vers d'une étude particulièrement difficile, les Plathelminthes, par M. MARCEL PRENANT (1922), où cet auteur est arrivé à tirer de l'étude du parenchyme considéré comme un équivalent hypodermique du sang des conclusions d'une portée générale. J'ai voulu chez les Polychètes faire œuvre analogue et par une étude cytologique, microchimique et physiologique précise apporter une contribution à l'histologie comparée du sang.

GÉNÉRALITÉS ET DIVISIONS DU TRAVAIL

Les premiers auteurs, même sans faire l'histologie attentive du sang des Polychètes, n'ont pu s'empêcher d'être frappés de l'étonnante variété qui règne dans ce groupe, non seulement à cause de la diversité des pigments respiratoires, colorant tantôt le plasma du sang vasculaire et tantôt les globules, mais encore à cause des différences anatomiques considérables qu'on rencontre dans la constitution de l'appareil circulatoire chez des types voisins par les caractères extérieurs et le genre de vie.

Dans le cas le plus général, on trouve un système vasculaire clos contenant un sang coloré par un pigment qui s'y trouve dissous. La cavité coelomique est remplie par un liquide auquel la plupart des auteurs ont donné le nom de lymphé.

Si ce type anatomique est le plus fréquent, il est loin d'être le seul et on peut observer toute une gamme de dispositions qui nous obligera pour la clarté de notre exposé à faire des coupures délimitant des groupes, des catégories basées sur l'histophysiologie du sang, groupes qui ne correspondent pas toujours aux divisions zoologiques.

Les auteurs qui m'ont précédé avaient déjà senti la nécessité d'établir des divisions. M. KOLLMANN (1908), pour sa part, divise les Annélides Polychètes, au point de vue du liquide coelomique qu'il a seul étudié, en trois séries : la première pour *Nereis*, *Nephtys*, *Arenicola* et toutes les Errantes qui ne possèderaient, selon cet auteur, que des leucocytes proprement dits.

La deuxième pour *Amphitrite Edwardsii*, *Terebella conchilega*, *Spirographis Spallanzanii*, *Sabella pavonina*, caractérisées par la présence en plus des leucocytes qui seraient fort rares et dépourvus de granulations, de cellules particulières que M. KOLLMANN nomme *cellules adipo-sphéruleuses*.

Enfin, une troisième série pour les Glycériens possédant des hématies chargées d'hémoglobine.

On peut reprocher à cette classification, comme on le verra, au cours de ce travail, d'être incomplète, plusieurs types d'organisation ne pouvant y trouver place, et de plus d'être partiellement inexacte.

Des recherches que je poursuis depuis plusieurs années résulte la nécessité d'établir un plus grand nombre de divisions, tant est grande la variété qu'on observe dans les dispositions morphologiques.

J'adopterai la classification suivante basée sur l'histologie et

la physiologie. Comme nous l'avons dit, elle ne concorde pas toujours avec la division zoologique en familles. Nous devons démembrer certaines d'entre elles, comme celle des Térébelliens dont nous trouverons des représentants dans plusieurs de nos groupes.

Il est difficile de classer ces types dans l'ordre de leur complexité décroissante, car il n'y a pas de critère pour déclarer que l'un d'entre eux est certainement supérieur à un autre.

I. Polychètes munis d'un appareil circulatoire.	pourvus d'un sang coloré et d'une lymphe	à	à hématies.....	{	<i>Terebella lapidaria.</i> <i>Travisia Forbesii.</i> <i>Nereidiens.</i>
			à	éléocytes.	<i>Amphitrite Edwardsii,</i> <i>Lanice conchilega.</i> <i>Pista cristata.</i>
					<i>Spirographis Spallanzanii.</i> <i>Sabella pavonina.</i> <i>Branchiomma vesiculosum.</i> <i>Dodecareria concharum.</i> <i>Arenicola marina.</i>
					<i>Clymene lumbricoides.</i>
					<i>Chlorémiens.</i> <i>Euniciens.</i> <i>Amphicténiens.</i> <i>Syllidiens.</i>
					<i>Phyllodociens.</i> <i>Aphroditiens.</i> <i>Chetoptériens.</i>
II. Polychètes sans appareil circulatoire.	pourvus d'une lymphe	à	sans hématies.	à	<i>Magelona papillicornis.</i> <i>Capitelliens.</i> <i>Glycériens.</i> <i>Polycirrus hæmatodes.</i>
					<i>Polycirriens.</i>

La première partie de ce travail sera consacrée à l'exposé de mes recherches personnelles sur les différents types que j'ai pu avoir entre les mains, en suivant l'ordre des groupes du tableau

ci-dessus. Dans cette partie j'ai adopté le procédé d'exposition par monographies successives qui m'a paru le plus commode pour mettre en regard les indications bibliographiques et les résultats obtenus. Il s'ensuit que cette partie est presque entièrement originale. Elle représente, à proprement parler, l'histologie zoologique.

La deuxième partie est consacrée à l'étude des organes lymphoïdes et du corps cardiaque ; ce dernier ayant attiré particulièrement mon attention. J'ai pu faire à son sujet des observations précises qui me semblent venir éclairer définitivement le rôle de ce mystérieux organe.

La troisième partie est un tableau synthétique des faits observés sur les éléments de la lymphe et du sang, en même temps qu'une étude comparative entre ces éléments et ceux des autres groupes, spécialement des Vertébrés. J'y ai joint un certain nombre d'observations personnelles, n'ayant pu trouver place jusque-là. Enfin, le travail se termine par un exposé général sur les rapports de la lymphe et du sang, accompagné d'une tentative d'explication des variations sanguines observées.

Cette troisième partie représente donc un essai d'*histologie comparée* qui doit être, selon la conception de M. le professeur PRENANT (1921), une synthèse des faits recueillis par l'*histologie zoologique*, synthèse destinée à servir de base à l'*histologie* vraiment *générale* de l'avenir.

Je crois pouvoir présenter ainsi un ensemble assez complet sur le sang des Annélides où j'ai mis, dans une question jusqu'ici confuse et peu connue, le plus qu'il m'a été possible de clarté et d'observations nouvelles.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE ET MICROCHIMIQUE DES ÉLÉMENTS DE LA LYPHÉ ET DU SANG

CHAPITRE PREMIER

POLYCHÈTES POURVUS D'UN APPAREIL CIRCULATOIRE A SANG COLORÉ ET D'UNE LYPHÉ A HÉMATIES.

Nous commencerons notre étude et l'exposé de nos recherches personnelles par un premier groupe consacré à un type morphologique qui, s'il n'est pas le plus parfait, est du moins le plus riche au point de vue des dispositions destinées à assurer l'hématose.

CLAPARÈDE avait signalé, dès 1868, qu'un Térébellien, la *Terebella lapidaria*. KAHLER, présentait une disposition remarquable, à savoir la coexistence d'hématies chargées de pigment respiratoire dans le coelome avec un appareil vasculaire à sang rouge très perfectionné, où l'hémoglobine, comme c'est le cas général chez les Annélides, se trouvait en dissolution dans le plasma.

Cet exemple a été considéré jusqu'ici comme unique dans tout le règne animal. J'ai constaté, au cours de mes recherches, qu'il n'en était point ainsi et qu'une telle disposition se rencontrait parmi les Polychètes chez la *Travisia Forbesii*, JOHNSTON.

Aussi devons-nous réunir ces deux espèces dans le premier groupe de nos divisions histophysiologiques.

I. — *Terebella lapidaria*, Kähler.

Cette espèce, nommée *Heteroterebella sanguinea* par QUATREFAGES, *Lepræa lapidaria* par MALMGREN, est un des Polychètes les plus anciennement connus, puisque sa découverte est antérieure à LINNÉ. Cet Annélide a été signalé, en effet, pour la première fois dans la Méditerranée par KAHLER en 1756. Cet auteur l'avait pris pour un polype et lui avait donné le nom de *Térébelle*.

Au point de vue cytologique et physiologique qui nous occupe, la *Terebella lapidaria* doit être détachée de l'ensemble des Térébelliens. Cette famille, très homogène depuis la revision de QUATREFAGES est, on le sait, une des plus importantes par le nombre des espèces. Elle offre des exemples curieux de variations dans les dispositions morphologiques destinées à assurer la circulation de l'oxygène et des substances nutritives. Cette diversité est d'autant plus étonnante que ses représentants sont étroitement liés entre eux pour ce qui touche aux caractères extérieurs, seuls utilisés en général pour la classification dans le groupe des Polychètes. Aussi devrons-nous diviser les Térébelliens en plusieurs groupes répartis dans des chapitres distincts.

Les types de Térébelliens qu'on peut considérer comme les plus élevés possèdent non seulement des branchies mais un appareil circulatoire bien développé, connu depuis la description qu'en a donnée MILNE-EDWARDS (1837) et qui est encore classique aujourd'hui. Cet appareil contient un sang dont le pigment rouge est en dissolution dans le plasma. D'après QUATREFAGES (1865), il serait vert dans quelques espèces de la

Jamaïque et du Chili comme la *Terebella chloræma*, SCHMARDA.

Chez d'autres Térébelliens, les branchies disparaissent pour être remplacées par des cirres. Enfin, dans la tribu des Polycirrinæ que nous trouverons à la fin de la première partie de ce travail, il n'y a plus ni branchies ni vaisseaux.

Nous rencontrerons donc des différences profondes entre les divers types que nous étudierons dans cette famille et ces différences n'existent pas seulement de tribu à tribu. Nous les trouverons considérables, jusque chez deux espèces du même genre, par exemple *Polycirrus*, dont certaines ont des hématies, alors que d'autres en sont dépourvues.

De toute la famille, la *Terebella lapidaria* est, nous l'avons dit, la plus richement pourvue en ce qui concerne l'hématose. CLAPARÈDE (1868) dans ses *Annélides du golfe de Naples*, a fait une bonne étude de cette Térébelle. Il a vu que les branchies, très contractiles, sont parcourues sans cesse par les globules rouges contenus dans le liquide cavitaire. Il constata de plus que les vaisseaux renferment un liquide rouge et ont une disposition comparable à celle des autres Térébelliens, chaque rameau branchial renfermant une artère et une veine mises en communication par deux séries d'anses vasculaires transversales.

Il semble que les hématies du liquide cavitaire aient été aperçues pour la première fois par WAGNER (1833) qui parle de globules colorés observés chez une Térébelle. M. CUÉNOT (1891) leur consacre quelques lignes qui constituent le dernier mot de nos connaissances cytologiques à leur sujet : « Les hématies (40 μ . au maximum) renferment des granules jaunes et incolores, rarement browniens, qui manquent parfois complètement. Le contour des hématies est franchement arrondi ou légèrement ondulé ». De ST-JOSEPH (1894) ne fait que signaler la présence des globules rouges dans la description qu'il donne de la *Terebella lapidaria*.

Au cours d'un travail publié en 1912 sur l'hémocœle de quelques Annélides, M^{lle} DYRSSEN parle brièvement des éléments du sang et de la lymphe de l'espèce qui nous occupe à propos de l'endothélium vasculaire. Elle ne dit rien des hématies qu'elle n'a probablement pas distinguées des autres éléments de la lymphe, car elle n'emploie que le terme vague de *cœlomocytes*. Elle déclare que ces derniers ressemblent absolument à l'épithélium du coelome et aux éléments du sang circulant. On ne peut souscrire à de telles conclusions, ni rien tirer d'une description et d'images par trop incertaines. Il est probable que l'auteur a eu des fixations imparfaites et a employé exclusivement la méthode des coupes. Ayant négligé l'étude sur le frais et les frottis, elle n'a pu distinguer entre les différentes cellules de la lymphe périviscérale. Au point de vue spécial de ces éléments, ses figures défectueuses ne peuvent être utiles.

Observations personnelles.

L'exposé ci-dessus montre qu'il n'était pas superflu de reprendre l'étude cytologique de la lymphe et du sang de la *Terebella lapidaria*, les hématies n'ayant été que peu étudiées et les leucocytes étant inconnus.

La *Terebella lapidaria* est de taille assez réduite, 1 à 6 centimètres. Son corps est mou et offre une teinte d'un rouge vineux due aux globules rouges de la lymphe vus par transparence. Cette espèce est assez abondante aux environs de Cherbourg. Elle vit entre les feuillets des schistes. J'ai pu m'en procurer de nombreux échantillons grâce à l'amabilité de M. le professeur FAUVEL et de M. R. HERPIN.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

La lymphe périviscérale de la *Terebella lapidaria* est incolore, comme elle semble l'être normalement chez presque tous les Polychètes et la teinte rouge qu'elle présente est due exclusivement au pigment qui charge les hématies.

Sil'on examine au microscope une goutte de cette lymphe, on voit entre les ovocytes et les spermatogermes un très grand nombre de cellules arrondies ou ovoïdes, colorées en jaune dans une teinte analogue à celle des globules rouges des Mammifères.

L'animal est d'un rouge violacé, tant la quantité de lymphe est abondante et tant sont nombreux les globules rouges qui s'y trouvent.

RAY-LANKESTER (1872) a établi par l'examen microscopique que le pigment qui colore les hématies des Capitelliens et des Glycériens est l'hémoglobine.

J'ai constaté que c'est le même pigment qui charge les globules rouges de la *Terebella lapidaria*, car j'ai pu obtenir la réaction de Teichmann aussi bien avec les hématies de la lymphe qu'avec le sang vasculaire. On a dans les deux cas de beaux cristaux bruns, irrégulièrement ovoïdes, qui sont des prismes à angles émoussés répondant à un des types classiques de cristaux d'hémine.

1° *Hématies*. — Reprenant attentivement l'étude cytologique et microchimique des hématies, j'ai pu établir de façon nette la structure de ces cellules et la signification des inclusions qu'elles renferment. J'ai consigné une partie de mes résultats dans une note préliminaire (1921) (5).

Je crois devoir tout d'abord rectifier légèrement ce qu'a dit M. CUÉNOT (1891) relativement à la forme des hématies. Il s'agit

de cellules très régulières, dont la forme est très constante, en dehors de toute cause d'altération. Ce sont des disques à bords tranchants ressemblant à des lentilles biconvexes parfaitement circulaires (fig. 1, 2, 3, 6, pl. I). Elles ont, par suite, un profil fusiforme. L'apparence ovoïde est le résultat d'une vue oblique. Quant au contour ondulé dont parle M. CUÉNOT, il doit être considéré comme une altération s'effectuant facilement en milieu hypertonique.

Les hématies de la *Terebella lapidaria* sont, en effet, très sensibles aux variations de la tension osmotique.

Les dimensions de ces cellules observées dans leur milieu vital oscillent entre 10 et 40 μ ; les plus nombreuses ont une taille voisine de 20 μ . L'épaisseur est égale, en général, à la moitié du diamètre.

Le corps cellulaire est entouré d'une crusta qui se montre sous la forme d'une membrane à double contour, très nette, indiscutable qui maintient la constance de la forme, le contenu de l'hématie étant fluide.

L'existence de la membrane est démontrée, en dehors des faits particuliers qu'on observe dans l'hémolyse, par l'examen des globules rouges vus en coupe. Il est impossible alors de douter de l'existence de celle-ci, d'autant moins que le cytoplasme de l'hématie est souvent réduit (après fixation par la méthode de REGAUD) à de fins tractus qu'on voit s'insérer de part et d'autre à la partie interne de cette membrane.

Cette dernière apparaît réfringente et j'ai pu la colorer par les colorants acides, spécialement par l'orange G. Elle demeure très visible par tous les fixateurs et par toutes les méthodes. Sa sidérophilie très nette est à noter.

Le contenu de l'hématie est fluide sur le vivant. Il est facile de s'en rendre compte en observant les déformations subies par les globules rouges pressés entre eux ou circulant entre les œufs.

On assiste alors au déplacement des granules intérieurs qui ne laisse pas de doute sur la fluidité du contenu. On voit aussi que l'hématie est capable de s'étirer, de se rétrécir pour franchir les détroits, de s'incurver au contact des autres cellules, pour reprendre ensuite sa forme nettement lenticulaire, ce qui dénote une grande malléabilité jointe à une élasticité assez forte. Ces caractères me semblent dépendre de la nature spéciale de la membrane, et aussi et surtout de la présence d'une différenciation spéciale de cette dernière, la *strie bordante*, au sujet de laquelle je reviendrai avec détails au cours de la troisième partie.

Le contenu de l'hématie est donc formé d'une masse semi-liquide fortement teintée en jaune verdâtre ou rougeâtre par l'hémoglobine qui s'y trouve sans doute à l'état presque pur. Après fixation, le contenu apparaît finement granuleux sur les frottis. Il en est de même sur les coupes, mais dans ce cas, l'hématie est presque toujours vacuolisée et déformée, tendant vers la sphère par suite de l'effet hémolysant du fixateur.

Par le liquide de REGAUD, le contenu de l'hématie a l'apparence d'un fin réticulum à larges mailles.

On trouve en suspension dans le plasma fluide de l'hématie des granulations de plusieurs ordres dont j'ai fait l'étude microchimique. La plupart sont assez volumineuses, aussi vaut-il mieux, me semble-t-il, leur donner le nom de *sphérules*. Ces sphérules sont le plus souvent si nombreuses qu'elles semblent bourrer complètement l'hématie. Elles sont pour la plupart, brillantes et réfringentes et par suite bien visibles, même dans l'examen *in vivo*, d'où l'aspect au premier abord d'une sorte de morula entourée d'une membrane.

A côté de ces boules brillantes, on en trouve d'autres, plus rares, qui présentent une teinte d'un brun rouge foncé (fig. 1 et 2, pl. I et fig. 18, pl. III).

Occupons-nous tout d'abord des sphérules réfringentes. Ces

sphérules apparaissent en clair dans le plasma teinté en jaune de l'hématie. Elles ont un diamètre moyen de 2μ . J'ai recherché leurs caractères chimiques et constaté qu'elles se colorent en gris par l'acide osmique. Traitées secondairement par l'alcool pendant vingt-quatre heures, elles prennent une teinte d'un noir foncé (fig. 6, pl. I). J'ai pu les teindre de façon élective par le Soudan III et constater qu'elles sont solubles dans les solvants des graisses.

Ces sphérules se teignent par le bleu de méthylène vital de même que les sphérules brunes. Par le rouge neutre, par contre, je n'ai eu aucun résultat. La coloration vitale est du reste, commune à toutes les inclusions et aux grains de ségrégation.

En somme, par l'ensemble de leurs réactions, les sphérules réfringentes doivent être considérées comme des inclusions de nature grasseuse.

J'ai constaté que l'iode employé en solution concentrée colore les hématies en bleu foncé, ce qui était considéré autrefois comme un caractère des graisses, mais doit être plutôt attribué aux carotinoïdes qui imprègnent si souvent les corps gras.

Les sphérules grasseuses sont souvent entourées d'une fine enveloppe sidérophile comparable à celle qui a été décrite par le professeur DUDREUIL (1911) autour des gouttelettes grasseuses des cellules adipeuses.

À côté des sphérules grasseuses, on observe la présence, chez la plupart des individus, de sphérules brunes, en général moins nombreuses que les premières. Souvent d'un diamètre analogue (2 à 3μ), elles peuvent atteindre un volume assez considérable et dépasser la taille du noyau.

Étudiant de près ces sphérules brunes, j'ai vu qu'elles sont formées d'une coque, fortement teintée par un pigment brun rouge dont le contenu est incolore et réfringent. Ce pigment

brun disparaît par l'acide acétique et par l'alcool fort. Il prend une teinte plus franchement rouge par l'ammoniaque et par l'acide chlorhydrique à froid.

Les grains bruns sont solubles à chaud dans cet acide et dans la potasse à 5 p. 100. Ils noircissent par l'acide osmique et sont colorables par le Soudan dans la méthode de CIACCIO, ce qui semble indiquer la présence d'une enveloppe lipoïde.

Il était naturel de supposer que le pigment brun rouge qui colore les grains bruns, était en relation avec l'hémoglobine et pouvait contenir du fer. EISIG (1887) avait déjà suggéré une telle relation à propos des concrétions brunes qu'il a découvertes dans les hématies d'un autre groupe d'Annélides.

Malgré des essais répétés, la réaction du bleu de Prusse m'a toujours donné un résultat négatif. Il est donc possible que le pigment soit dépourvu de fer, c'est même probable, puisque la réaction faite sur coupes me donnait un résultat positif pour d'autres points de l'organisme et d'autres organes.

Quoi qu'il en soit, il n'est pas dépourvu d'intérêt de connaître la nature du noyau incolore des grains bruns. J'ai pu la préciser en opérant sur des culots de globules rouges qui m'ont donné avec netteté la réaction de la murexide et celle de GORUP-BESANEZ. D'où l'on peut conclure que les grains sont formés de corps puriques. Or, on sait que EISIG (1887) avait admis que les concrétions brunes des hématies des Capitelliens sont de nature excrétrice.

Chez certains individus les grains bruns se trouvent en abondance. En certains points de la cavité coelomique, spécialement au contact des ovocytes en voie de développement ou des spermatogemmes, de même dans les cirres, j'ai rencontré des amas d'hématies en dégénérescence qui sont véritablement bourrées de sphérules brunes. Il s'agit là d'un type particulier de dégénérescence de l'hématie où finalement on ne trouve plus ni

noyau, ni réserve grasseuse et la cellule se trouve réduite à la membrane, constituant une sorte de sac bourré de grains bruns de volume varié (fig. 11, pl. I).

A côté des sphérules grasseuses et des grains d'excrétion, on observe par la méthode de REGAUD dans les mailles du réticulum cytoplasmique des granulations sphériques très fines colorées en noir (pl. III, fig. 28 à 33). Je les considère comme des plastes, dont la transformation aboutit aux sphérules grasseuses.

Au voisinage du centre de l'hématie se trouve le noyau qui ne devient visible qu'après fixation ou coloration et ne s'aperçoit jamais sur le vivant. C'est une vésicule de 5 à 6 μ , rarement sphérique. Ce noyau est remarquable par sa faible chromaticité. La membrane et quelques grains situés en dedans de celle-ci sont seuls colorables. Le fait est particulièrement frappant si on compare le noyau des hématies à celui des spermatogonies ou des ovogonies toujours vivement coloré.

Ce noyau faiblement chromatique est remarquable par la fréquence des phénomènes d'amitose qu'il présente.

Chez certains individus, tous ou presque tous les noyaux des hématies sont en voie de division directe.

On en voit d'étranglés en haltère ; d'autres sont en voie de clivage. On rencontre même des formes complexes où le noyau se découpe irrégulièrement comme dans certains types classiques d'amitose, comme les cellules épithéliales du canal déférent de *Carcinus*. On trouve fréquemment deux noyaux accolés parfois de volume inégal et il n'est pas rare de trouver de telles hématies dont les noyaux sont assez éloignés l'un de l'autre, ce qui est le cas surtout dans les hématies les plus volumineuses (fig. 20 à 24, pl. III).

Ces phénomènes d'amitose que j'ai observés si fréquemment correspondent-ils à un mode de reproduction des globules rouges de la Térébelle? Il serait imprudent de l'affirmer, car je

n'ai jamais assisté à la fragmentation du cytoplasme.

METALNIKOFF (1899), par contre, aurait vu des faits comparables dans les hématies du Siponcle et aurait assisté au bourgeonnement cytoplasmique. M. KOLLMANN (1908) admet de même la division des hématies par amitose chez le même animal.

Quoiqu'en n'ayant pas assisté à la plasmodiérèse, je suis cependant peu éloigné d'admettre la possibilité de la multiplication des hématies par division directe chez la *Terebella lapidaria*.

Ayant examiné un nombre fort élevé d'hématies sur le vivant, sur des frottis, sur des coupes de cirres, de branchies et de différentes portions du corps, je n'ai rien vu ressemblant à la division indirecte. Par contre, les figures d'amitose sont fort répandues et les hématies à deux noyaux ne sont pas rares. La multiplication des hématies par amitose est donc possible sinon probable.

Les globules rouges de la *Terebella lapidaria* étant chargés d'hémoglobine, comme nous l'avons vu ci-dessus, il y avait lieu de supposer qu'ils présenteraient des phénomènes analogues à ceux des globules rouges des Vertébrés sous l'influence des variations de la tension osmotique.

En ajoutant de l'eau distillée à la lymphe, on voit les hématies augmenter de volume et perdre leur forme nettement lenticulaire pour devenir sphériques. Puis la coloration jaune pâlit jusqu'à disparaître, la cellule devenant transparente, incolore et à peine visible. Les sphérules graisseuses et les grains d'excrétion qui remplissent l'hématie sont chassés vers un pôle de la sphère où ils se trouvent tassés par la pression intérieure qui peut devenir assez grande pour que la cellule éclate, mettant en liberté les sphérules qu'elle contient. Si on ajoute une quantité notable d'eau distillée, l'hémolyse est instantanée et on assiste à l'explosion des globules rouges dont les sphérules sont dispersées.

Il y a là une preuve de plus de l'existence d'une membrane et d'un contenu fluide dans l'hématie.

En faisant agir l'eau oxygénée, j'ai observé une hémolyse rapide et une coloration en brun rouge foncé de la lymphe laquée due probablement à la transformation de l'hémoglobine en méthémoglobine.

Par suite des contractions du corps, il se fait une véritable circulation de la lymphe, l'hématose se faisant à travers les téguments. Cette circulation est très intense aussi dans les branchies et dans les cirres. Ces derniers possèdent une musculature fort développée qui détermine un brassage des hématies qui s'y trouvent.

Les globules rouges ne sont point la seule cause de leur teinte rosée. J'ai constaté, en effet, la présence de la tétronérythrine au niveau de l'épiderme qui les recouvre.

En coupe transversale, les cirres ont une forme de cœur par suite de l'existence d'un sillon longitudinal occupant toute leur longueur. Les muscles dont la direction est longitudinale sont puissants sur la paroi périphérique, mais faibles ou absents sur les deux versants du sillon longitudinal.

La cavité du cirre, diverticule de la cavité coelomique, contient des hématies et c'est peut-être un des points où l'hématose est le plus active. Quant aux branchies, quoique le diverticule coelomique y soit fort réduit, les globules rouges peuvent s'y insinuer et y circuler grâce aux contractions des parois. Mais on se rend compte que ces dernières sont surtout destinées à l'hématose du sang vasculaire où l'hémoglobine est en dissolution dans le plasma.

Les hématies doivent fixer l'oxygène à travers les parois du corps.

2° *Leucocytes*. — Les leucocytes de la lymphe périviscérale de la *Terebella lapidaria* n'ont point été étudiés jusqu'ici. A côté

des hématies, on peut observer des leucocytes appartenant à plusieurs types :

Tout d'abord des formes petites (5 à 6 μ) avec un gros noyau fortement colorable, un cytoplasme basophile. Je les nommerai *lymphocytes* pour les rapprocher des éléments comparables du sang des Vertébrés, donnant à ce terme un sens étroit, différent de l'acception que lui donnent quelques zoologistes comme ROSA (1896) par exemple, qui entendent désigner ainsi l'ensemble des leucocytes de la lymphe.

Les plus volumineux de ces lymphocytes ont un contour net, un cytoplasme plus abondant et acidophile et beaucoup d'entre eux présentent un noyau en amitose. Je considère la division directe comme leur mode normal de multiplication.

On trouve ensuite, à côté de ces deux sortes de leucocytes, une troisième variété beaucoup plus abondante. Ce sont des cellules présentant une forme allongée rappelant le plus souvent un fuseau. Ces leucocytes sont comparables à ceux qui ont été décrits par PICTON (1898) sous le nom de *leucocytes fusiformes* chez la *Polymnia nebulosa*. SIEDLECKI les a retrouvés chez la même espèce.

Les leucocytes fusiformes de la *Terebella lapidaria* représentent les formes grandes des leucocytes hyalins. Ils possèdent un noyau arrondi à chromatine fortement colorable et montrent après la plupart des fixateurs une structure réticulée. Le cytoplasme est abondant et nettement acidophile par tous les réactifs. Il se teint en rose par l'éosine et les éosinates de bleu et d'azur de méthylène, en rose violacé par le triacide d'EHRlich. Mais il se montre moins acidophile que les hématies qui prennent l'orange G.

Ces leucocytes présentent des mouvements amiboïdes et des propriétés phagocytaires. Ils sont particulièrement abondants chez certains individus.

Étudiés par les méthodes mitochondriales, les leucocytes fusiformes dont le cytoplasme est absolument hyalin par les méthodes ordinaires, se montrent, au contraire, fortement granuleux. Le chondriome est très développé sous forme d'un amas de granulations, les unes grossières, les autres très fines, entourant le noyau. Dans certains de ces leucocytes, on observe quelques vacuoles qui paraissent de nature graisseuse et semblent le résultat de l'évolution des plastes mitochondriaux les plus volumineux. Ces cellules ont tous les caractères des *hémocystoblastes*.

Je n'ai jamais rencontré de grains d'excrétion dans les leucocytes fusiformes, ce qui contraste avec la richesse des hématies qui possèdent presque toujours deux ou trois de ces concrétions et en sont parfois complètement bourrées.

On trouve beaucoup plus rarement dans la lymphe de la *Terebella lapidaria* une quatrième variété de leucocytes, les *granulocytes*. Ce sont des leucocytes dont les dimensions oscillent entre 7 et 15 μ . Ils sont particulièrement évidents sur les frottis et sur les coupes colorés par la méthode de MANN au bleu de méthyle-éosine. Les granulations apparaissent alors très vivement colorées par l'éosine. Les plus petits de ces leucocytes ont une taille voisine de celles des lymphocytes. Ils sont, en général, arrondis avec un beau noyau dont la chromatine est très colorable. Leurs granulations sont alors très fines (beaucoup moins de 1 μ) et se montrent vivement colorables par tous les colorants acides, mais sont bien moins oxyphiles que les hématies.

Les granulations sont plus grosses, plus faciles à étudier parce que moins serrées sur les leucocytes les plus grands qu'il y a lieu de considérer sans doute comme plus âgés. Elles atteignent alors des dimensions de 1 μ . à 1 μ ,5.

Sur les plus volumineux de ces leucocytes, on voit apparaître dans le cytoplasme des vacuoles répondant à la présence pro-

bable d'inclusions graisseuses ou d'un dérivé soluble des granulations oxyphiles. Celles-ci sont plus espacées que dans les leucocytes granuleux de petite taille et sont situées sur les mailles du réticulum cytoplasmique limitant les vacuoles arrondies. Je donnerai à cette variété de granulocytes de forte taille creusés de vacuoles, le nom de *granulocytes vacuolaires* pour les rapprocher d'éléments comparables que nous observerons chez d'autres types d'Annélides dans les chapitres suivants (pl. I, fig. 33).

Je ne crois pas que les granulocytes dérivent directement de la transformation des leucocytes fusiformes. Ils semblent se différencier très tôt et dériver de certains lymphocytes chez lesquels les granulations éosinophiles apparaissent de façon précoce et présentent tous les caractères des grains de sécrétion. Ces lymphocytes dérivent eux-mêmes des hémocytoblastes à chondriome grossièrement granuleux (pl. IV, fig. 10).

Ces granulocytes augmentent de taille et donnent par suite de l'apparition de gouttelettes graisseuses le type granulocyte vacuolaire. Parmi ces granulocytes, il en est dont la surcharge graisseuse augmente et dont la taille arrive à être assez considérable. La cellule possède alors des grains oxyphiles rares et volumineux. Elle a pris une grande ressemblance avec les cellules que nous rencontrerons bientôt sous le nom d'éléocytes. Mais ceux-ci sont ici fort rares et sans doute remplacés dans leurs fonctions par les hématies bourrées de graisse que nous avons décrites.

Les éléments de la lymphe de la *Terebella lapidaria* étant connus, il était intéressant de rechercher l'origine des hématies et de tracer leur évolution. Je crois pouvoir affirmer que ces cellules dérivent de jeunes leucocytes hyalins. Ces hématies jeunes (pl. III, fig. 26 et 27) sont circulaires ou ovoïdes, vues de face, fusiformes vues de profil. Le corps cytoplasmique devient

ensuite plus clair par l'apparition de minuscules sphérules graisseuses, précédées par la différenciation d'une *crusta* bien visible sur les hématies jeunes, dont le profil fuselé, par suite de l'absence ou de la rareté des sphérules graisseuses est plus allongé que sur les hématies adultes (pl. III, fig. 28 et 29).

L'hémoglobine apparaît alors que la cellule n'a encore que 7 à 8 μ . A ce stade, le noyau possède une chromatine abondante et fortement colorable. De bonne heure, ce noyau présente des figures d'amitose peut-être en relation avec la multiplication de ces cellules, peut-être aussi avec les phénomènes de sécrétion dont l'hématie est le siège, puisqu'elle produit non seulement de l'hémoglobine mais une réserve graisseuse.

Sur les hématies parvenues à l'état adulte on voit bientôt apparaître ces sphérules colorées en brun rouge ou brun vert dont nous avons démontré la nature excrétrice.

Ces sphérules se multiplient et remplacent peu à peu les sphérules graisseuses. On aboutit finalement à la forme de sac bourré de grains d'excrétion, assez abondante chez certains individus (pl. I, fig. 11).

Il s'agit là d'une forme de dégénérescence par surcharge de concrétions uratiques, sans qu'on puisse affirmer si l'hématie se comporte ici comme une cellule accumulant les urates, ce qui est cependant probable, ou bien si ces produits de déchets sont le résultat de l'usure de sa propre substance utilisée pour la nutrition des éléments génitaux.

Cette forme de dégénérescence n'est pas la seule qu'il m'ait été donné de rencontrer. J'ai noté souvent autour des œufs ou des spermatogemmes des masses formées d'hématies fusionnées. Ces hématies avaient subi une dégénérescence spéciale par surcharge graisseuse.

Elles étaient réduites de volume et leurs sphérules réfringentes étaient fusionnées, donnant à l'hématie l'aspect d'une

sorte de morule vivement colorable par le Soudan III (pl. I, fig. 10).

On a l'impression nette que dans ce cas les sphérules graisseuses des hématies sont utilisées pour l'édification du vitellus des œufs. Le noyau, l'hémoglobine ont disparu et la cellule se trouve réduite à une masse de graisse.

B. — SANG VASCULAIRE.

Le système circulatoire à sang rouge de la *Terebella lapidaria* répond au type classique connu chez les Térébelliens depuis MILNE-EDWARDS (1837).

Pour ce qui est des éléments du sang, CLAPARÈDE (1868) déclare : « Les vaisseaux renferment un liquide rouge dépourvu d'éléments cellulaires ».

De ST-JOSEPH (1894), affirme par contre, dans la description très complète qu'il a donnée de cet Annélide, mais au cours de laquelle il ne consacre que quelques mots aux éléments du sang et de la lymphe : « Les vaisseaux contiennent aussi des hématies ».

Recherches personnelles.

J'ai repris la question qui offre quelque intérêt et voici le résultat de mes constatations :

Malgré des examens répétés sur le vivant et sur coupe, je n'ai point rencontré d'hématies dans le système vasculaire, ou tout au moins d'hématies offrant quelque ressemblance avec celles du coelome.

L'affirmation de de ST-JOSEPH est donc erronée. Il est facile, d'ailleurs, de s'expliquer cette erreur. Car, lorsqu'on observe les branchies sur le vivant, les contractions de celles-ci déterminent

une véritable circulation des hématies de la lymphe. Celles-ci se projetant sur un vaisseau sanguin, on peut penser un moment que la circulation des hématies est intravasculaire. Or, il n'en est rien.

Il y a d'ailleurs un moyen de vérifier la chose très aisément, que de ST-JOSEPH n'a pas employé, c'est d'examiner l'appareil circulatoire sur coupes. On voit alors sur des coupes transversales de branchies deux vaisseaux de calibre inégal limités par une fine paroi propre recouverte en dehors par un endothélium dont on distingue le cytoplasma et le noyau toujours en légère saillie. Le sang se montre sous forme d'un coagulum finement granuleux dans lequel on ne distingue d'abord aucun élément cellulaire. Le plasma est particulièrement bien fixé par le liquide de REGAUD.

Dans les petits vaisseaux, les cellules sont absentes. Dans les gros vaisseaux, par contre, dans le cœur en particulier, j'ai noté la présence de cellules situées le plus souvent au contact de l'intima, cellules faisant toujours un relief notable dans la lumière de l'organe et n'ayant pas les caractères habituels des cellules endothéliales. Ces cellules ont un noyau circulaire en général riche en chromatine. Elles ont un cytoplasme peu abondant et leur forme générale est cubique (pl. IV, fig. 1).

Ces cellules sont de petite taille. On peut les considérer soit comme des cellules endothéliales un peu spéciales, soit comme des éléments du sang circulant que beaucoup d'auteurs et entre autres de ST-JOSEPH nomment souvent *hématies*.

On voit, par cet exemple, combien l'emploi de ce terme peut être défectueux. Nous reviendrons sur ces cellules dans la troisième partie et nous leur donnerons le nom général d'*hémocytes*. Le terme d'hématie doit être, à mon avis, réservé et ne peut sans danger être attribué à tout élément du sang vasculaire.

Le sang de la *Terebella lapidaria* est rouge. Il m'a donné des cristaux d'hémine typiques. On peut donc affirmer que le pigment respiratoire qui le colore et qui se trouve en dissolution dans le plasma est l'hémoglobine.

Ce sang se montre très pauvre en éléments et ce n'est que dans les gros vaisseaux, dans le cœur branchial en particulier, qu'on peut rencontrer des hémocytes. Ils sont remarquablement rares dans cette espèce, ce qui contraste avec la richesse en éléments de la lymphe.

Ces cellules se présentent le plus souvent avec une morphologie de lymphocyte. Elles sont pourvues d'un noyau relativement volumineux et toujours très colorable.

Après cette étude de la lymphe périviscérale et du sang vasculaire de la *Terebella lapidaria*, nous voyons combien cet être est richement pourvu au point de vue respiratoire.

La coexistence d'hématies coelomiques avec un sang coloré permet de supposer *a priori* une grande résistance à l'asphyxie, en même temps qu'un coefficient respiratoire élevé.

Or, l'observation et l'expérimentation vérifient cette supposition. J. BOUNHIOL (1902) a montré que la *Terebella lapidaria* a un coefficient respiratoire deux fois plus fort que l'*Amphitrite gracilis* qui a non seulement même taille, mais même habitat. Cet écart qui va du simple au double ne peut être expliqué que par la présence des globules rouges du coelome.

On peut expliquer de même la grande vitalité de la *Terebella lapidaria* conservée en captivité. Il est possible de la garder longtemps, même dans une eau non renouvelée.

Ayant conservé ainsi des échantillons dans un cristalliseur dont le fond était garni de sable, j'ai vu que cette espèce qui vit normalement dans les fentes du rocher où elle se creuse une sorte de galerie est capable de se fabriquer un tube en agglutinant avec du mucus du sable et des débris de coquille. Elle

peut vivre ainsi assez longtemps dans des conditions où les autres espèces meurent rapidement. Cette résistance à l'asphyxie est en relation avec la présence des hématies dans le liquide cavitaire. Ce qui tend à le prouver, c'est que j'ai constaté le même fait dans l'espèce étudiée ci-après.

II. — *Travisia Forbesii*, Johnston.

La *Travisia Forbesii* a été découverte par JOHNSTON (1846) aux îles Shetland. Elle appartient à la famille des Ophéliens caractérisée par une tête peu distincte et des branchies filiformes. JOHNSTON (1865) donne une figure de cette espèce, mais ne parle que des caractères extérieurs. Il ne dit rien de l'appareil circulatoire ni du liquide coelomique. De même, QUATREFAGES (1865) ne donne aucun détail sur l'organisation interne.

MAC-INTOSH (1885) dans sa description de la *Travisia kerguelensis* fournit quelques renseignements sur l'histologie de l'épiderme, mais ne parle pas du sang, ni de la lymphe. KUKENTHAL (1886) décrit seulement le système nerveux de la *Travisia Forbesii*. De ST-JOSEPH (1898) déclare à propos de cette espèce : « Les globules du sang sont très rouges », sans indiquer s'il s'agit de globules contenus dans le sang ou dans la lymphe périveriscérale. L'existence d'hématies a été ensuite signalée incidemment dans cette espèce par M. CUÉNOT (1901), mais personne n'a indiqué ce qu'il m'a été donné de constater, que la *Travisia Forbesii* possède des hématies à hémoglobine dans le coelome coexistant avec un appareil circulatoire à sang rouge bien développé. BOUNHOL (1902) donne même la *Travisia Forbesii* comme ayant un liquide cavitaire incolore et l'oppose à la *Terebella lapidaria*.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

Recherches personnelles.

La *Travisia Forbesii* est un Ophélien de petite taille, 1 à 3 centimètres, d'odeur forte et caractéristique, d'aspect fusiforme, présentant une teinte d'un gris plus ou moins rougeâtre. J'ai pu en avoir plusieurs échantillons vivants provenant de Primel (Finistère) grâce à l'obligeance de M. MARCEL PRENANT.

Si l'on ponctionne le coelome d'une *Travisia* on voit s'écouler un liquide de teinte rouge vif dont le plasma est incolore et qui doit sa teinte à des hématies très nombreuses qui bourrent véritablement le coelome.

1° *Hématies* : Les hématies de la *Travisia Forbesii* n'ont fait jusqu'ici l'objet d'aucune étude. Elles se présentent comme des disques très minces, de forme arrondie ou ovoïde, d'un diamètre de 20 à 40 μ . sur le frais. Elles présentent une coloration jaune assez prononcée indiquant leur richesse en hémoglobine (pl. III, fig. 1, 2, 3). J'ai pu identifier la présence de ce pigment par la réaction de TEICHMANN qui m'a fourni des cristaux d'hémine particulièrement beaux.

On distingue sur le frais dans les hématies de très fines granulations réfringentes n'ayant pas plus de 1 à 2 μ . et des grains verts peu visibles qui n'apparaissent nettement que sur les frottis.

Les petites granulations réfringentes se colorent vivement par le Soudan III. Leur nature graisseuse n'est pas douteuse. Elles sont seulement beaucoup plus rares et plus fines que chez la *Terebella lapidaria* (pl. III, fig. 1).

Les grains d'excrétion sont d'un brun vert. Ils sont moins nombreux et plus petits que dans cette dernière espèce.

Le noyau quelquefois sphérique montre souvent des

figures d'amarose. Il affecte fréquemment la forme d'un fer à cheval et présente parfois des figures plus complexes. Cette amarose aboutit souvent à une division en deux du noyau, sans que je puisse affirmer que ces cellules se multiplient par division directe, mais la chose est probable.

Les hématies montrent sur le vivant une grande élasticité. Passagèrement déformées, elles reprennent instantanément leur forme de disque très mince. Cette élasticité est sous la dépendance de la *strie bordante* que j'ai observée le premier dans les hématies des Invertébrés. Elle est particulièrement facile à voir sur la *Travisia* où une simple coloration à l'hématéine la rend visible. Elle est d'autant plus évidente qu'elle donne des nœuds de torsion comme ceux qui ont été observés par COMANDON et J. JOLLY (1918) sur les hématies des Batraciens.

Sur les frottis fixés au ZENKER ou au sublimé, le contenu est finement granuleux et les granulations sont vivement colorables par l'éosine et les colorants neutres.

Sur les coupes, quel que soit le fixateur employé, les hématies apparaissent toujours sphériques. Elles montrent alors avec une grande netteté leur membrane. Le contenu de la cellule est souvent réduit à une petite masse entourant le noyau rejeté presque toujours au contact de la membrane. En fixant par le liquide de REGAUD, on observe quelques filaments unissant le cytoplasme périnucléaire à la crista périphérique. Les hématies ne semblent pas posséder de chondriome, la méthode de REGAUD colore seulement les grains d'excrétion et souvent aussi la membrane et la strie bordante.

Par le mélange benzidine-eau oxygénée, j'ai obtenu une coloration intense des hématies. Sur les hématies hémolysées le réactif colore vivement la crista comme si elle était chargée d'hémoglobine. Comme on le verra, j'ai fait sur d'autres hématies une observation analogue.

L'eau distillée et les solutions hypertoniques déterminent facilement l'hémolyse. On voit l'hémoglobine diffuser dans le milieu extérieur pendant que l'hématie devient sphérique et incolore et que le noyau apparaît.

Une solution hypertonique de sel marin (3 p. 100) détermine aussi l'hémolyse. L'hématie prend une forme irrégulièrement dentelée et, grâce au Krystall violet employé en solution alcoolique, on peut observer un filament fortement coloré qui suit le contour de l'hématie et se montre surtout visible lorsqu'il est détaché de ce bord.

Les hématies dérivent de cellules ressemblant à des lymphocytes. Alors qu'elles ont encore à peine 6 ou 7 μ , on voit se différencier une crista et l'oxyphilie du corps cellulaire devient de plus en plus marquée. En certains points du coelome, j'ai observé des épaissements de l'épithélium où se trouvent des cellules indifférenciées et de petites cellules ayant déjà des caractères d'hématies.

Je ne puis affirmer si les hématies se multiplient par division directe, quoique ayant observé un certain nombre de cellules pourvues de deux noyaux. Je n'ai rencontré aucune figure ressemblant à la mitose, leur multiplication par amitose est donc probable.

2° *Leucocytes*. — Dans le coelome de la *Travisia Forbesii*, on rencontre, à côté des hématies des leucocytes de plusieurs types.

Tout d'abord de très petits lymphocytes de 3 à 4 μ . Ces microcellules sont munies d'un noyau sphérique riche en chromatine. Celle-ci s'y présente en gros grains relativement rares. Le cytoplasme est peu abondant.

Les lymphocytes passent à la forme de leucocytes hyalins par accroissement de la quantité du cytoplasme. Ils peuvent présenter sur le vivant des pseudopodes très fins. Après fixation ils affectent presque tous le type fusiforme.

Parmi ces leucocytes fusiformes, quelques-uns présentent un chondriome très développé formé d'un semis de grains très fins ou de chondriocotes très courts irrégulièrement disposés et souvent superficiels. Ces cellules ont des caractères d'hémocyto blasts (pl. IV, fig. 5).

A côté de ces leucocytes hyalins, on en trouve de plus grands dont le pouvoir phagocytaire est très marqué. Ces leucocytes sont remplis en effet de toutes sortes de débris. On y trouve en particulier en abondance des débris de fibres musculaires, des sarcolytes.

Chez la *Travisia Forbesii* les leucocytes granuleux sont très abondants. Ils sont remarquables par leur petite taille qui souvent ne dépasse pas 5 à 6 μ . Les granulations sont très fines (1 μ . et même moins). Elles sont nettement oxyphiles, se colorant vivement en rose par l'éosine. Par le triacide d'EHRlich, elles prennent une teinte rougeâtre ou cuivrée.

Ces leucocytes relativement rares au milieu des hématies sont au contraire nombreux entre les feuillettes des muscles longitudinaux et c'est là qu'il faut les rechercher. J'ai constaté leur présence jusqu'à l'intérieur de la chaîne nerveuse entre les fibres névrogliales et jusque dans cette sorte de méso de nature gliale qui relie la chaîne nerveuse à l'épiderme.

Les granulocytes m'ont paru dériver des leucocytes hyalins dont les chondriosomes sont très nombreux, sans doute par division de ces cellules. Les leucocytes jeunes sont de très petite taille (pl. IV, fig. 5).

La *Travisia Forbesii* est un des exemples où j'ai pu suivre avec le maximum de netteté le passage de la mitochondrie à la granulation oxyphile qui semble se développer à la façon d'un grain de sécrétion.

Les granulocytes situés entre les hématies sont en général plus volumineux et à grains plus gros que ceux qu'on observe

entre les feuillets musculaires, mais les réactions colorantes de leurs granulations sont les mêmes.

B. — SANG VASCULAIRE.

J'ai indiqué plus haut la coexistence chez la *Travisia Forbesii* d'hématies coelomiques à hémoglobine avec un appareil circulatoire à sang rouge bien développé et comparable à celui qui a été décrit par CLAPARÈDE (1868) chez les Ophéliens. La chose est bien visible sur les coupes où j'ai noté dans la partie antérieure du corps un sinus sanguin périœsophagien contenant une quantité importante de sang coloré par l'hémoglobine en dissolution dans le plasma. L'épithélium du tube digestif est fortement plissé constituant des sortes de villosités où le sang pénètre largement. Ce dernier se trouve séparé du coelome par une membrane anhiste de 2 μ . environ d'épaisseur, striée transversalement où l'on n'observe pas de cellules endothéliales. Le sang n'est séparé, par contre, de l'épithélium digestif que par une vitrée très mince, permettant des échanges faciles de gaz et de substances nutritives entre ce conduit et le sang.

Autour du sinus on observe de petits vaisseaux revêtus par un épithélium continu de cellules piriformes ou prismatiques tournées vers le coelome. Ces cellules sont des chloragocytes.

Dans la partie moyenne du corps, on voit deux vaisseaux principaux, un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral. Ce dernier est recouvert de cellules cubiques contenant des grains d'un brun vert ayant les caractères des chloragosomes.

Le sang vasculaire contient des *hémocytes* qui sont de petites cellules de 4 à 5 μ . pourvues d'un noyau ovoïde remarquable par sa grande colorabilité. Il présente un aspect pycnotique. Le cytoplasme est clair, peu visible et peu colorable.

A côté de ces cellules relativement nombreuses, surtout dans le sinus, on en trouve d'autres plus volumineuses possédant un noyau clair et un cytoplasme plus abondant. Quelques-unes montrent un chondriome formé de nombreuses et fines granulations. J'ai trouvé chez certaines d'entre elles des grains d'excrétion comparables aux grains des cellules chloragènes.

Le cas de la *Travisia Forbesii* représente un exemple où la perfection des dispositions destinées à assurer l'hématose est poussée plus loin encore que dans l'exemple précédent, puisque cet Annélide possède en plus d'un système circulatoire à sang rouge irriguant des branchies sur vingt segments, un sinus sanguin entourant l'œsophage dont le rôle respiratoire est probable et des hématies à hémoglobine dans le coelome ressemblant à des globules rouges de vertébrés.

Nous ne tirerons pas de conclusion ici des observations d'ordre cytologique, microchimique et physiologique exposées dans ce chapitre, nous réservant de le faire au cours de la troisième partie consacrée à une étude synthétique et comparative.

CHAPITRE II

POLYCHÈTES POURVUS D'UN APPAREIL CIRCULATOIRE A SANG COLORÉ ET D'UNE LYMPHE A ÉLÉOCYTES

On peut faire un deuxième groupe pour les Polychètes réalisant un type un peu différent du précédent, en ce que les hématies du liquide cavitaire sont remplacées par des leucocytes spéciaux destinés à jouer le rôle des cellules à réserves, leucocytes auxquels nous donnerons le nom d'*éléocytes* pour marquer leurs affinités avec les cellules semblablement dénommées par ROSA (1896) chez les Oligochètes. Il existe un appareil circulatoire clos dont le plasma contient en dissolution le pigment respiratoire rouge ou vert, l'hémoglobine ou la chlorocrurine.

I. *Perinereis cultrifera*, Grube.

La famille des Néréidiens ou Lycoridiens, telle qu'elle a été délimitée par GRUBE (1851) et par de QUATREFAGES (1865), forme une vaste famille parmi les Errantes caractérisée par une tête distincte portant quatre yeux et quatre antennes. Les pieds généralement biramés sont dépourvus de branchies.

Les Lycoridiens présentent au plus haut degré cette sorte de métamorphose caractérisant la maturité sexuelle qui est connue sous le nom d'*épitoquie* ou d'*épigamie*.

L'épitoquie découverte par MALMGREN a été bien étudiée par EHLERS (1864) qui a montré les relations existant entre les *Nereis* et les *Heteronereis*.

CLAPARÈDE (1868) a suivi la transformation de *Nereis Dumerelii*, FAUVEL (1912) celle de *Perinereis cultrifera* et de *Nereis irrorata* et montré qu'il ne s'agit point dans cette métamorphose d'un bourgeonnement de la partie postérieure du corps, mais d'une véritable transformation, la taille des *Heteronereis* étant toujours inférieure à celle des *Nereis* dont elles proviennent. Il a constaté qu'au début d'Août, les *Nereis* sont bourrées d'œufs ou de sperme et paraissent à maturité sans présenter la moindre trace d'épitoquie. Dans le courant de ce mois, elles cessent de manger, diminuent de taille, les parapodes se modifient et on assiste même à une transformation interne caractérisée par une histolyse des muscles de la paroi du corps et du tube digestif. Cette histolyse a été constatée non seulement chez les Néréidiens, mais dans tous les autres groupes où l'épitoquie a été observée. Il s'agit donc non seulement de transformations externes mais d'une ébauche de vraie métamorphose.

L'histolyse a été observée par de nombreux auteurs, par CLAPARÈDE (1868), de St-JOSEPH (1888), GRAVIER (1897), FAGE (1906), CAULLERY et MESNIL (1898), TREADWELL (1905), CHARRIER (1921), A. DEHORNE (1922). CHARRIER (1921) a consacré un important travail à l'étude spéciale des transformations musculaires chez la *Nereis fucata* lors de la métamorphose.

Nous aurons l'occasion de voir les relations entre cette métamorphose, les phénomènes d'histolyse et les éléments du sang chez les Néréidiens.

A. LYPHE PÉRIVISCÉRALE.

La question des éléments de la lymphe des Néréidiens est des plus confuses. Dans son travail d'ensemble sur les leucocytes (1908) M. KOLLMANN a classé les Errantes dans la caté-

gorie des Annélides ne possédant que des amibocytes ordinaires. Parmi celles-ci il a étudié assez sommairement deux espèces de *Nereis*, se bornant à déclarer que les leucocytes semblent se raréfier considérablement chez les formes sexuées. Or comme nous le verrons, cet auteur a pris très probablement pour des ovocytes en voie d'accroissement les cellules à réserves graisseuses que j'ai proposé de nommer *éléocytes* parce qu'elles rappellent absolument les cellules déjà décrites sous ce nom chez la *Polymnia nebulosa* par PICTON. A côté de ces leucocytes particuliers les Néréidiens possèdent des leucocytes ordinaires. Aussi n'est-il pas possible de conserver telle quelle la division faite par M. KOLLMANN. Il faut de toute nécessité placer les Néréidiens dans le chapitre et dans le groupe des Polychètes possédant en plus des leucocytes ordinaires des éléocytes.

Les éléments de la lymphe des Néréidiens ont attiré depuis longtemps l'attention des auteurs, depuis WAGNER (1833), EHLERS (1864), CLAPARÈDE (1868). CLAPARÈDE avait noté chez ces animaux l'existence d'un corps graisseux particulièrement développé lors de la maturité sexuelle. A. DEHORNE (1915) a repris l'étude de ce corps graisseux chez la *Nereilepas fucata*, le rapprochant très étroitement de celui des Insectes. Avant lui, SCHRÖDER dans sa thèse inaugurale (1888) avait parlé de cellules lymphoïdes à contenu granuleux de façon assez vague, prétextant la difficulté d'étudier ces éléments à travers une paroi peu transparente.

Recherches personnelles.

Malgré ces travaux, l'origine, le rôle de ces cellules graisseuses, leurs relations avec les autres éléments du coelome, d'ailleurs à peu près inconnus, restaient à résoudre, et l'étude cytologique des éléments de la lymphe à reprendre.

Ayant eu entre les mains un assez grand nombre d'échantillons de formes épitoques mûres de *Perinereis cultrifera* dues à l'obligeance de M. le professeur MERCIER, j'ai pu faire cette étude. J'ai eu de plus entre les mains à Saint-Vaast et à Cette des échantillons de *Perinereis Marioni*, de *Nereis irrorata* Mgr. et à Wimereux de *Nereis diversicolor*, O.F. MULLER, mais c'est surtout sur la *Perinereis cultrifera* GRUBE qu'ont porté mes observations. Il m'a été possible ainsi de préciser la cytologie de la lymphe et du sang des Néréidiens en observant des détails nouveaux et des formes cellulaires non encore décrites.

La lymphe periviscérale de *Perinereis cultrifera* est un liquide d'un brun clair, en général fluide chez les formes atokes mais quelquefois fort épais. En faisant des frottis de ce liquide ou en étudiant les animaux en coupe, on se rend compte que le coelome est bourré d'une grande quantité de cellules qui arrivent à le remplir lors de la maturité sexuelle, constituant un véritable tissu interstitiel entre les œufs. En réalité, il s'agit d'éléments libres dont la plupart sont des cellules graisseuses. Dans les espaces laissés par ces cellules, on rencontre d'autres éléments qui représentent des formes diverses de leucocytes.

Je diviserai en trois groupes les cellules que j'ai eu l'occasion de rencontrer dans la lymphe de *Perinereis cultrifera*.

1^o *Leucocytes hyalins*. — La première catégorie est représentée d'abord par les éléments qu'il y a lieu de considérer comme les plus jeunes. Ce sont de petits lymphocytes atteignant à peine 5 à 6 μ . Il n'est pas toujours facile de les distinguer des jeunes ovocytes et des spermatides qu'on trouve souvent à l'état de liberté dans le coelome, par suite d'une dissociation mécanique.

Ces lymphocytes sont pourvus d'un noyau arrondi entouré d'un cytoplasme très réduit qui se montre légèrement basophile. Il se colore en vert grisâtre par le triacide d'EHRlich, en rose

violacé par les éosinates de bleu et d'azur, en bleu par le MANN.

Le noyau est riche en chromatine et celle-ci s'y montre en gros grains fortement colorables.

A côté de ces leucocytes on en trouve de plus volumineux où le cytoplasme est plus abondant et se montre plus acido-phile. Ces leucocytes se présentent quelquefois sous une forme arrondie, mais ils sont le plus souvent allongés en fuseaux ou recourbés en forme d'arc mesurant de 15 à 25 μ dans leur plus grand diamètre. Leur cytoplasme hyalin présente après fixation au sublimé une structure finement réticulée. Ces leucocytes sont du type fusiforme et peuvent être rapprochés de ceux que nous avons déjà observés chez la *Terebella lapidaria*.

Sur un certain nombre de ces leucocytes fusiformes, le cytoplasme se montre parcouru par un faisceau de fibrilles très fines qui s'étendent d'un bout à l'autre de la cellule et sont très fortement acidophiles, se teignant vivement en rosé par l'éosine. Nous verrons plus loin quelle est la signification de ces fibrilles dont j'ai signalé le premier l'existence chez les Néréidiens (1921) (1) (pl. II. fig. 3 et 4).

A côté des leucocytes de ce type on trouve chez *Perinereis cultrifera* des leucocytes hyalins plus volumineux dans lesquels on ne peut déceler de fibrilles et qui sont caractérisés par une activité phagocytaire très marquée qui en fait de véritables macrophages. Nous aurons l'occasion de revenir sur les curieux phénomènes de phagocytose présentés par ces cellules et que j'ai observés bien souvent chez les Néréidiens.

2° *Leucocytes granuleux*. — A côté des leucocytes hyalins on trouve, de façon constante et en grande abondance dans la lymphe périviscérale de *Perinereis cultrifera*, des leucocytes granuleux qui n'ont cependant pas été signalés jusqu'ici.

Ces leucocytes présentent le plus souvent, et le fait n'est pas sans intérêt, une taille très réduite et voisine des lymphocytes

les plus petits. Il me paraît important de souligner ce fait, car les granulocytes tendent à être considérés par certains auteurs comme M. KOLLMANN (1908), comme des stades âgés des amibocytes non granuleux. Je ne crois pas qu'il en soit toujours ainsi et *Perinereis cultrifera* possède des leucocytes hyalins de forte taille qu'on ne peut s'empêcher d'interpréter comme des éléments déjà fortement évolués et d'autre part des granulocytes très petits qu'il est difficile de ne pas considérer comme des éléments jeunes (fig. 31, et 45, pl. I et fig. 33 et 36).

Les granulocytes sont fort nombreux chez les formes atiques dont les éléments génitaux sont avancés en développement. Il n'y a donc pas raréfaction des leucocytes à ce stade comme le dit M. KOLLMANN (1908).

Les plus jeunes de ces cellules se montrent comme des éléments minuscules de 5 à 6 μ . de diamètre qui rappellent par leur taille ceux qui ont été entrevus par M. CUÉNOT dans le sang du vaisseau dorsal chez les espèces transparentes (1891). Ce sont donc des cellules très petites.

Ces leucocytes sont formés d'un noyau globuleux, riche en chromatine qui se montre disposée en grains fortement colorables par les réactifs basiques. Ce noyau est entouré d'une mince couche de cytoplasma qui apparaît très tôt bourrée de granulations d'une grande finesse.

Ces granulations d'abord si petites qu'elles atteignent la limite de la visibilité, présentent sur les granulocytes dont la taille atteint 7 à 8 μ . des dimensions voisines de 1 μ . Elles se montrent réfringentes et fortement éosinophiles. Arrondies et de dimensions sensiblement égales entre elles, ces granulations m'ont montré comme celles des granulocytes plus âgés tous les caractères des granulations α d'EHRlich. Elles se colorent, en effet, en rose brillant par l'éosine en solution très diluée, en rouge cuivré par le triacide et l'éosine orange, en rose par le

GIEMSA, le TRIBONDEAU, le liquide de MANN, en rouge par la fuchsine acide.

Il est difficile de ne pas considérer ces petits leucocytes comme une forme jeune de granulocytes. La présence de granulations très fines chez les formes les plus jeunes, plus grosses chez les formes plus âgées plaide en faveur de l'origine sécrétoire de ces granulations. J'ai vu de plus en étudiant ces granulocytes par les méthodes mitochondriales que ces granulations dérivait de chondriosomes. La méthode de Benda-Meves montre en effet un semis de grains violets qui représentent l'origine des granulations éosinophiles.

A côté de ces petits éosinophiles dont les dimensions avoisinent celle des lymphocytes, j'ai trouvé des granulocytes plus volumineux dont la taille oscille entre 7 et 20 μ et même au delà, la dimension la plus fréquente étant voisine de 8 à 10 μ . (pl. I, fig. 32 et 36).

Sur ces granulocytes plus volumineux, les grains éosinophiles semblent se raréfier. On constate en effet dans ces leucocytes l'apparition de vacuoles creusées à l'intérieur du cytoplasme qui leur donne un aspect particulier. Les granulations éosinophiles sont devenues plus volumineuses. Leur taille est alors supérieure à 1 μ , mais elles sont toujours régulières et sphériques et se montrent colorées en rose brillant, spécialement par la méthode de MANN qui les met en évidence avec une particulière netteté.

A mesure que le corps cellulaire grandit, les granulations éosinophiles deviennent plus rares et le cytoplasme présente une structure alvéolaire plus marquée. D'où le nom de granulocytes vacuolaires que je donnerai à ces leucocytes pour les rapprocher des éléments analogues que nous avons trouvés chez la *Terebella lapidaria* (pl. I, fig. 33 et 37).

Je ne veux pas quitter la question des granulocytes sans

signaler la présence assez fréquente de sortes de petites morules éosinophiles paraissant anucléées qu'on rencontre dans la lymphe et qu'on retrouve parfois à l'intérieur des phagocytes dont l'activité est si intense chez les Néréidiens. Ces petites morules sont formées d'une agglomération de 8 à 10 grains arrondis présentant, eux aussi, tous les caractères des granulations α d'EHRlich, mais plus volumineux que les grains des granulocytes. Leur taille peut atteindre 2 à 3 μ . pour chaque grain. Je n'ai pu définir exactement l'origine de ces corps particuliers. Il s'agit peut-être de grains expulsés par certains granulocytes âgés et non encore dissous dans le liquide péri-viscéral. Je ne les signale ici que parce que des formations analogues ont été décrites dans le sang des Mammifères et on sait que chez certains d'entre eux on trouve des éosinophiles à très grosses granulations (pl. I, fig. 44).

3^o *Éléocytes*. — On trouve enfin une dernière catégorie de cellules excessivement répandues lors de la période de maturation des éléments génitaux. C'est à ces cellules que nous avons donné le nom d'*éléocytes*.

Les *éléocytes* de *Perinereis cultrifera* sont de grandes cellules sphériques ou ovoïdes mesurant de 30 à 50 μ . qui apparaissent sur le vivant bourrées de gouttelettes d'un jaune brunâtre qui sont certainement la cause de la coloration brune de la lymphe (pl. II, fig. 1, 2, 5, 6, 9).

Ce sont ces cellules que M. KOLLMANN semble avoir confondues avec des ovocytes lorsqu'il écrit : « les jeunes œufs pourvus d'un pouvoir phagocytaire remarquable prennent figure de leucocytes gorgés de débris absorbés ». Or je n'ai jamais constaté un tel pouvoir chez les ovocytes. Il en est tout autrement pour les *éléocytes* qui sont remarquables par les débris divers dont leur cytoplasme est rempli.

Il est facile de distinguer les ovocytes, de la façon la plus

nette, dès leurs plus jeunes stades par la basophilie de leur cytoplasme et leur noyau clair muni d'un gros nucléole, alors que les cellules qui les entourent, leurs réserves graisseuses une fois dissoutes, apparaissent très claires sur les coupes, avec un cytoplasme finement alvéolaire, acidophile, contenant des inclusions de toutes sortes, cristaux, débris divers phagocytés. Il suffit de regarder une coupe transversale de *Nereis* génitalement mûre pour en être convaincu. Les jeunes ovocytes sont reconnaissables à première vue. D'ailleurs, les cellules claires à réserves graisseuses et à inclusions abondantes existent chez les mâles, comme il est facile de le constater. Ces cellules entourent en foule les spermatogermes, comme elles entourent les ovocytes. Cette constatation suffit à résoudre la question.

Les éléocytes dont l'ensemble constitue ce que CLAPARÈDE a appelé le *tissu connectif adipo-sexuel* se présentent sur les coupes comme de grandes cellules claires, pressées entre les éléments génitaux et forment entre eux un véritable tissu interstitiel. Elles prennent une forme polyédrique par contact réciproque, ce qui a pu faire croire à quelques observateurs qu'il s'agissait d'un véritable tissu graisseux.

En réalité, il s'agit de cellules distinctes, libres dans la lymphe et qui ne sont tassées chez les formes avancées en développement que parce qu'elles sont devenues si nombreuses et si volumineuses qu'elles remplissent tous les espaces libres du coelome.

Ces cellules dont le diamètre moyen est de 40 μ sont sphériques ou ovoïdes à l'état d'isolement. Elles paraissent limitées par une fine membrane basophile qui est probablement plus apparente que réelle, sans quoi on ne pourrait s'expliquer les propriétés phagocytaires de ces cellules.

Le noyau est sphérique et la chromatine s'y présente en grains fins. On n'y rencontre pas de nucléole.

In vivo, la cellule se montre bourrée de gouttelettes de 2 à 3 μ que j'ai colorées par le Soudan III et par l'acide osmique. Ce dernier réactif leur donne d'emblée une couleur très foncée qui indique leur richesse en graisses non saturées.

Après fixation et traitement par les réactifs histologiques, le cytoplasme montre, dans toute son étendue ou seulement à la périphérie, une structure alvéolaire très délicate qui se trouve surtout marquée sur les cellules les plus âgées.

La graisse des éléocytes est colorée sur le vivant en jaune verdâtre par un pigment dont je n'ai pas étudié la nature.

Dans les formes jeunes, on trouve deux ou trois grandes vacuoles au voisinage du noyau et la structure alvéolaire de la surface est encore peu marquée.

J'ai vu nettement dans la paroi des alvéoles des granulations très fines colorables par l'hématéine, par l'hématoxyline au fer et par les méthodes mitochondriales. Elles représentent probablement le chondriome d'où dérivent les sphérules graisseuses.

Les inclusions graisseuses ne sont pas les seules qui caractérisent les éléocytes et ces cellules frappent dès l'abord par la présence à leur intérieur d'autres inclusions très variées endogènes ou exogènes.

On trouve souvent, en effet, mais surtout chez les éléocytes jeunes des grains oxyphiles en général plus abondants autour du noyau que dans le reste du cytoplasme. Ce sont des granulations très fines, nettement éosinophiles et absolument semblables à celles des granulocytes (pl. II, fig. 1 et 2).

Ces granulations éosinophiles peuvent devenir plus volumineuses et prendre l'apparence de véritables sphérules ou même de masses relativement considérables. Mais il semble que ces réserves probablement albuminoïdes disparaissent rapidement, utilisée peut-être pour le développement des élé-

ments génitaux, mais peut-être aussi transformées sur place en substance grasseuse.

Elles sont particulièrement développées dans les éléocytes de la *Nereis diversicolor* que j'ai trouvée en abondance à Wimereux. Etudiant les éléocytes de cette espèce par les colorants vitaux, j'ai constaté la coloration intense de ces sphérules oxyphiles par le bleu de crésyl brillant qui, comme je l'ai dit, m'a donné de très bons résultats, étant un des rares colorants vitaux ne précipitant pas au contact de l'eau de mer.

J'ai signalé le premier dans les éléocytes des Néréidiens la présence de formations cristallines pour lesquelles il est difficile de dire s'il s'agit de cristaux vrais ou de cristalloïdes. Ces cristaux affectent des formes variées, mais la plus fréquente est celle de rhombes ou d'octaèdres très réguliers de 2 à 5 μ . (pl. VI, fig. 8).

A côté de ces cristaux rhombiques, j'en ai trouvé d'autres assez fréquents aussi présentant la forme de parallélipèdes ou de cubes, généralement associés par deux en une sorte de macle. Plus rarement, j'ai observé des formes en bâtonnets ou en petits prismes quadrangulaires, des lames hexagonales.

Doit-on considérer ces cristaux comme des cristalloïdes ou comme des cristaux vrais? Leur petitesse et leur rareté relative rendent la réponse difficile. Ils semblent se rapprocher par leurs réactions colorantes des substances albuminoïdes. Ils se colorent en rose vif par l'éosine et par le TRIBONDEAU. L'hématoxyline au fer les teint avec intensité.

Une telle forme de cristaux rhombiques a été signalée par METALNIKOFF dans les hématies des Géphyriens et revue par KOLLMANN (1908). J'ai recherché sans succès ces cristaux dans la lympe de deux Siponcles.

Les cristaux que j'ai observés rappellent aussi beaucoup par leur forme ceux qu'a signalés M. CUÉNOT (1891) dans le sang

d'une chenille de *Cossus ligniperda* que cet auteur a considérés comme des cristalloïdes protéiques incrustés d'un mélange d'acide urique, de phosphate et de carbonate de chaux et auxquels il fait jouer un rôle de réserve.

Leur forme est plus régulièrement géométrique que celle des cristalloïdes signalés par HOLLANDE (1914) dans les cellules adipeuses de *Vanessa*. Malgré leurs affinités colorantes (acidophilie et sidérophilie), je suis tenté de considérer les cristaux que j'ai observés comme des cristaux vrais. Ils sont à rapprocher tout à fait des formes cristallines diverses en bâtonnets, en octaèdres, en lames hexagonales observées par HOLLANDE dans les cellules péricardiales des chrysalides de *Zygæna* (1922). Nous verrons, au cours de la troisième partie, la nature probable de ces cristaux et leurs relations avec la substance éosinophile.

Les cristaux que je viens de décrire dans les éléocytes de *Perinereis cultrifera* ne sont pas les seules inclusions d'apparence cristalline qu'on puisse y rencontrer. Je veux faire allusion à ces curieuses inclusions que j'ai signalées dans les éléocytes et auxquelles j'ai donné le nom de « corps en fuseaux ». J'ai voulu, à tort, établir une relation entre ces *fuseaux striés* que j'ai décrits et les cristaux rhombiques des éléocytes. Cette relation n'existe pas. Comme l'a montré A. DEHORNE (1922), les *corps en fuseaux* doivent être considérés, si étrange que cela paraisse, comme des débris fuselés de fibres musculaires. Des observations attentives me permettent de confirmer la manière de voir de cet auteur.

On rencontre, en effet, fréquemment dans la lymphe, avant la métamorphose des fibres musculaires allongées dont les noyaux ont disparu et qui subissent un tronçonnement particulier en lambeaux moniliformes. Ces fragments, comme j'ai pu le constater, sans doute sous l'influence d'une contractilité partiellement conservée prennent la forme de fuseaux plus ou moins allongés et plus ou moins ventrus. Ces fuseaux striés longitu-

dinalement sont colorables par tous les colorants du tissu musculaire et leur striation est particulièrement évidente par l'hématoxyline au fer (pl. II, fig. 5, 6 et 9).

Sur les corps en fuseaux les plus volumineux non encore phagocytés, j'ai pu, en opérant de façon ménagée par les vapeurs d'acide azotique, obtenir la réaction xanthoprotéique et la coloration jaune par l'iode. Ces fragments se colorent par tous les colorants acides et aussi par la safranine. Certaines méthodes, comme celle de MANN, montrent de façon nette leur striation. Par leur acidophilie, par toutes leurs réactions colorantes, les corps en fuseaux se rapprochent des inclusions cristallines que j'ai décrites ci-dessus, mais ils doivent en être nettement séparés par leur origine.

Cette constatation est une preuve de plus du haut pouvoir phagocytaire des éléocytes sur lequel j'ai insisté. Ces cellules même très différenciées, très avancées en développement gardent ce pouvoir et phagocytent toutes sortes de débris, non seulement les *sarcolytes* résultant de l'histolyse prémonitoire à la métamorphose, mais encore des fragments divers dont il est difficile de préciser la nature et même, comme nous le verrons, d'autres leucocytes.

La phagocytose des débris musculaires est effectuée aussi par les leucocytes hyalins de type fusiforme, et c'est sans doute là l'origine des fibrilles acidophiles que j'ai rencontrées sur un grand nombre de ces cellules (pl. II, fig. 3 et 4). Les débris musculaires phagocytés subissent sans doute sous l'influence d'une sorte de digestion, une transformation qui aboutit à l'éclatement de ces fuseaux en deux ou plusieurs fuseaux secondaires, donnant parfois des figures en éventail ressemblant à des macles cristallines. Si on ajoute à cela que la forme « en fuseau » est une des formes de l'acide urique, on comprendra qu'une confusion soit possible.

J'ai eu l'occasion d'observer fréquemment chez les Néréidiens la phagocytose des leucocytes par les éléocytes. J'en ai observé des figures nombreuses et indiscutables.

Il s'agit quelquefois de jeunes lymphocytes absorbés par les éléocytes en voie d'accroissement ; mais bien plus souvent, ce sont les éosinophiles qui sont la proie de ces énormes macrophages que sont les éléocytes (pl. I, fig. 45 et 47).

On voit le granulocyte ingéré, le plus souvent inclus dans une vacuole. Son noyau cesse d'être colorable. Ses grains éosinophiles pâlisent aussi et on les voit disparaître et fondre dans le cytoplasme du macrophage.

Ces faits de phagocytose sont si nombreux qu'ils paraissent devoir être considérés comme un phénomène normal. Les éléocytes âgés, seraient poussés par un tactisme particulier à englober les granulocytes subsistant dans la lymphe pour s'approprier la substance qu'ils ont sécrétée. On ne peut être sûr en effet que les grains oxyphiles qu'on rencontre dans un éléocyte ne proviennent pas de la destruction d'un granulocyte ingéré. La chose est cependant peu probable comme nous le verrons en traitant la question de l'origine et du développement des éléocytes.

Une autre preuve du haut pouvoir phagocytaire des éléocytes est donnée par les injections physiologiques. Injectant à plusieurs reprises une suspension de carmin dans le coelome de *Perinereis cultrifera* et de *Nereis diversicolor*, j'ai retrouvé les grains de carmin dans les éléocytes.

Les éléocytes font donc office de macrophage et balayent la lymphe de tous les corps étrangers qu'elle contient et dont la plupart sont le produit de l'histolyse précédant la métamorphose. Certains résultent peut-être de la digestion des sarcolytes comme ces grains irréguliers et acidophiles qu'on trouve si souvent dans les cellules graisseuses. La phagocytose se mani-

ferme très tôt et les leucocytes hyalins la présentent très activement et on rencontre de tels leucocytes de 8 à 10 μ ayant englobé des granulocytes presque aussi volumineux qu'eux-mêmes.

Ceci dit, essayons de retracer l'évolution des éléocytes. En considérant la morphologie de ces cellules et leur pouvoir phagocytaire considérable, une idée qui vient tout naturellement à l'esprit, est de considérer les éléocytes comme des leucocytes transformés. Il semble bien qu'il en soit ainsi. Mais quelle est la variété des leucocytes que nous avons décrits dont l'évolution aboutit à l'éléocyte?

Je pense que ce sont les granulocytes et cela pour deux raisons : Tout d'abord, parce que en étudiant les éléocytes les plus jeunes dont la taille est encore voisine de 15 μ , on les voit présenter une morphologie très analogue à celle des plus grands leucocytes granuleux que j'ai appelés granulocytes *vacuolaires*.

Les éléocytes possèdent un noyau ayant les mêmes caractères et la même disposition de la chromatine que celui des granulocytes. Un cytoplasme présentant des vacuoles plus ou moins nombreuses remplies de graisse et surtout, fait important des granulations éosinophiles absolument semblables à celles des leucocytes granuleux les plus gros.

Ces grains éosinophiles sont en général très fins dans la partie de la cellule qui avoisine le noyau (1 à 2 μ). Vers la périphérie on trouve, au contraire, des sphérules plus grosses dues probablement à la fusion de plusieurs grains oxyphiles.

Si on étudie, d'autre part, les granulocytes les plus volumineux dans les préparations, on peut trouver toutes les formes de transition entre les granulocytes fortement vacuolisés, dont les granulations sont devenues plus rares et plus volumineuses et les éléocytes jeunes. Tout semble se passer comme si les sphé-

rules graisseuses résultaient de la désintégration de la substance albuminoïde qui constitue les grains et les sphérules oxyphiles (pl. I, fig. 33 et 37 et pl. II, fig. 1 et 2).

Cette filiation n'est cependant pas certaine, car il y a des éléocytes encore de petite taille dans lesquels on ne retrouve pas de grains oxyphiles. D'autre part, lorsqu'on en trouve, c'est toujours sur les cellules jeunes. Les éléocytes les plus volumineux chez *Perinereis* n'en contiennent plus ou n'en contiennent que des traces, peut-être parce que cette substance a été consommée.

En observant les granulocytes vacuolaires j'ai constaté parfois la fusion des granulations oxyphiles en masses ovoïdes et il m'a paru que c'est aux dépens de cette substance éosinophile qu'apparaissent les cristaux octaédriques. Je crois pouvoir affirmer qu'il y a en effet entre eux et cette substance une relation étroite.

Les éléocytes arrivés au terme de leur évolution sont surchargés de réserves graisseuses. Ils sont, je crois, voués à périr, car j'ai souvent observé dans le noyau des signes de dégénérescence pycnotique. Aussi, une évolution régressive ne me paraît-elle pas possible.

Les éléocytes représentent donc très probablement une forme d'évolution des granulocytes avec surcharge graisseuse. Cette évolution peut d'ailleurs se faire aux points mêmes où les leucocytes seront formés aux dépens de l'épithélium cœlomique.

Chez les formes atokes jeunes on voit de ces amas de leucocytes en voie d'évolution disposés le long des vaisseaux et spécialement le long des vaisseaux néphridiens et autres petits vaisseaux transversaux.

Lorsque la métamorphose est achevée, les éléocytes deviennent plus rares, comme l'a indiqué M. R. HERPIN (1921) qui a montré chez la *Perinereis cultrifera* et la *Perinereis Marioni* que la

différenciation des œufs était précoce et durait peut-être deux années. J'ai constaté sur plusieurs formes hétéro-énéidiennes qu'il y avait en effet raréfaction des éléocytes et consommation des réserves qui ont été évidemment utilisées pour le développement des produits génitaux. Cette raréfaction des éléocytes qu'il nommait *cellules lymphoïdes*, avait déjà été notée par SCHRÖDER (1888) à la fin de la sexualité.

On voit donc par tout ce qui précède que les éléocytes sont des leucocytes transformés et spécialisés dans l'accumulation des réserves. Les sphérules graisseuses et les granulations oxyphiles sont visiblement consommées dans la métamorphose et dans l'accroissement et la maturation des produits sexuels.

B. — SANG VASCULAIRE.

Le système circulatoire des Néréidiens est connu depuis la description qu'en a donnée MILNE-EDWARDS (1838). Cet auteur a montré qu'il était formé d'un vaisseau dorsal allant d'une extrémité à l'autre du corps et donnant dans chaque anneau une paire de vaisseaux qui vont se ramifier dans les pieds de façon fort riche.

CLAPARÈDE (1868), étudiant les mouvements du sang du vaisseau dorsal, d'ailleurs faciles à observer, a constaté tout le long du vaisseau l'existence de valvules très particulières rappelant celles des Piscicoles et des autres Edellides et au nombre de deux ou trois par segments. Les valvules existent aussi sur les anses latérales.

Les Lycoridiens sont dépourvus de branchies et la respiration est entièrement cutanée, d'où la richesse des ramifications vasculaires qu'on constate au niveau des pieds. De QUATREFAGES (1868) considère les languettes accessoires comme jouant un rôle important dans l'accomplissement de cette fonction.

Recherches personnelles : Le sang vasculaire des Néréidiens est coloré en rouge par l'hémoglobine qui se trouve en dissolution dans le plasma. Je me suis assuré de sa présence en obtenant des cristaux d'hémine avec le sang du vaisseau dorsal.

J'ai réussi à enfiler ce vaisseau avec une pipette de verre très fine, ce qui m'a permis de faire des frottis de sang vasculaire. L'étude est cependant bien plus facile sur coupes.

EHLERS (1864) le premier a recherché si le sang vasculaire contenait des éléments cellulaires. Il a indiqué la présence de vrais corpuscules du sang mesurant en moyenne de 7 à 8 μ . Ces corpuscules ont été retrouvés ensuite par CLAPARÈDE (1868) qui se contente de signaler leur existence et par SCHRÖDER (1886) qui les a vus sur le vivant par transparence chez la *Nereis diversicolor*, MULL. et a constaté leurs mouvements amiboïdes.

M. CUÉNOT (1891) les a revus chez la *Nereis Dumerilii* où il note la petitesse de leur taille (3 μ).

J'ai repris l'étude de ces cellules et voici le résultat de mes constatations :

Contrairement à la majorité des Polychètes dont le sang vasculaire est très pauvre en globules, le sang de la *Perinereis cultrifera* est relativement riche en cellules qui frappent d'emblée par leur exiguité (pl. III, fig. 31 et 35).

J'en ai observé deux formes principales : les unes sont des cellules très petites, n'ayant pas plus de 3 à 4 μ de diamètre. Elles sont formées d'un noyau sphérique remarquable par le fait qu'il est fortement colorable et se colore souvent de façon absolument homogène par les réactifs. Le cytoplasme, très peu abondant, forme au noyau une mince enveloppe difficilement colorable. Il est évident qu'on a affaire ici à une forme particulière de lymphocyte dont la taille est particulièrement réduite. Je n'ai jamais trouvé dans la lymphe de leucocytes aussi petits que ceux du sang circulant.

A côté de ces petits lymphocytes, j'ai observé des cellules un peu plus volumineuses et beaucoup plus nombreuses dont la morphologie est très constante. Ces cellules ont 7 à 8 μ . de long sur 2 à 3 de large. Elles sont allongées en fuseau. Le noyau est lui-même très allongé. Il a l'aspect d'un bâtonnet et, comme celui des microlymphocytes, il se montre très colorable de façon homogène par les réactifs, caractère tout différent de celui des lymphocytes du cœlome qui montre au contraire un réseau très net avec des grains chromatiques aux nœuds de ce réseau.

Le cytoplasme de ces globules fusiformes est peu abondant, clair, hyalin, très peu colorable, beaucoup moins que le plasma sanguin hémoglobique qui se montre fortement acidophile.

Sur quelques-uns de ces hémocytes j'ai observé un noyau légèrement découpé mais restant toujours fortement chromatique et de constitution homogène (pl. III, fig. 31).

Observés *in vivo*, ces globules fusiformes ont une teinte d'un blanc verdâtre et semblent présenter des mouvements amiboïdes.

II. — *Amphitrite Edwardsii*. Qfg.

Comme second type de Polychète à éléocyte, nous prendrons l'*Amphitrite Edwardsii*. C'est une grande et belle espèce créée par QUATREFAGES (1865) sur un exemplaire trouvé par lui à St-Vaast. Cette espèce a été étudiée depuis, au point de vue anatomique, par de St-JOSEPH (1894).

J'ai eu l'occasion de récolter dans les prairies de Zostères qui entourent l'île de Tatihou un certain nombre d'individus de ce bel Annélide, ce qui m'a permis d'étudier avec quelques détails les éléments du sang et de la lympe, ainsi que le corps cardiaque.

L'*Amphitrite Edwardsii* appartient à la famille des Térébelliens dont nous avons déjà étudié un représentant dans notre premier groupe. Comme la *Terebella lapidaria*, cette espèce possède un appareil circulatoire clos bien développé répondant au type connu pour les Térébelliens depuis les recherches de MILNE-EDWARDS (1837) et de JAQUET (1886); c'est-à-dire que cet appareil présente la particularité d'avoir un vaisseau dorsal qui devient sous-intestinal et un anneau vasculaire péricséphagien d'où se détache au-dessous de l'œsophage le cœur branchial. Cet organe est un cylindre creux de 1 centimètre de long environ qui doit sa couleur brune à la présence du corps cardiaque. Cet appareil circulatoire clos contient un sang rouge.

A. — LYPHNE PÉRIVISCÉRALE.

Les éléments de la lymphe de l'*Amphitrite Edwardsii* ont été négligés par de St-JOSEPH dans son étude anatomique. M. KOLLMANN (1908) seul a consacré quelques lignes de son travail aux éléocytes. Aussi la description qu'on trouvera ci-dessous des cellules de la lymphe périviscérale est-elle à peu près entièrement originale.

Recherches personnelles : La lymphe de l'*Amphitrite Edwardsii* est un liquide épais d'une couleur brun rouge foncé. Cette teinte est due à la présence en foule dans ce liquide de cellules volumineuses chargées de globules graisseux présentant une teinte d'un jaune rougeâtre, ce sont les éléocytes.

Nous commencerons notre étude par les formes ordinaires des leucocytes. A côté des éléocytes qui se rencontrent en nombre immense à la période de maturité sexuelle, on trouve dans le coelome de cet Annélide des leucocytes hyalins dont on peut distinguer plusieurs variétés.

Les uns sont petits, munis d'un noyau généralement sphérique avec un cytoplasme peu abondant. Ce sont les lymphocytes.

D'autres beaucoup plus nombreux présentent un cytoplasme plus développé et résultent certainement de l'accroissement du type précédent. Leur noyau est ovoïde et riche en chromatine. Quant au corps protoplasmique, ou bien il est rétracté et vaguement sphéroïdal, ou bien, le plus souvent, il se trouve étiré en deux prolongements très allongés qui donnent à ces leucocytes une physionomie très spéciale. Il s'agit là d'un type particulièrement allongé de leucocyte fusiforme, en rapport sans nul doute avec les conditions physiques réalisées dans le liquide cavitaires.

Ces fuseaux allongés sont le plus souvent arqués. Ils sont toujours dépourvus de granulations et je n'y ai même jamais rencontré de débris phagocytés (pl. III, fig. 39).

J'ai observé fréquemment des figures d'amitose par clivage qui m'obligent à admettre que le processus normal de multiplication de certains de ces leucocytes est la division directe. Des constatations analogues ont du reste été faites chez d'autres Invertébrés, comme nous le verrons dans la partie générale.

A côté de ces leucocytes hyalins, j'ai observé dans la lymphe des granulocytes. Le fait me paraît d'autant plus intéressant à signaler que la présence de leucocytes granuleux a été niée chez les formes possédant des éléocytes.

Quoique rares, leur existence est certaine. Nous verrons d'ailleurs plus loin les raisons de leur rareté.

Il s'agit ici de leucocytes dont le cytoplasme devient franchement acidophile, montrant une affinité particulière pour l'orange et l'éosine et on constate que le corps cellulaire est entièrement bourré de fines granulations oxyphiles de moins

d'1 μ de diamètre, arrondies, régulières et de diamètre sensiblement égal dans une même cellule. Il n'est pas rare de trouver de tels leucocytes sur les coupes à la périphérie du cœlome où ils se trouvent repoussés par l'abondance des gros éléments à sphérules graisseuses.

Ces granulations présentent tous les caractères des granulations α , se montrant franchement oxyphiles. Elles se rapprochent par leurs caractères des granulations semblables que nous trouverons dans les éléocytes. Elles s'en distinguent tout au plus par une sidérophilie moins marquée.

1° *Eléocytes* : Les éléocytes de l'*Amphitrite Edwardsii* ont été sommairement décrits par M. KOLLMANN (1908) dans son travail d'ensemble et je puis ajouter des détails nouveaux aux quelques mots qu'en a dit cet auteur.

Ce sont de volumineuses cellules sphériques ou plus souvent ovoïdes présentant un diamètre de 30 à 40 μ pouvant même atteindre 60 μ par étalement sur les frottis. Elles paraissent entourées par une très fine membrane basophile qui est visible sur les coupes. Il faut considérer cette membrane comme une simple condensation périphérique du cytoplasme, car elle n'empêche pas ce dernier de diffuser sous l'influence de certains réactifs (pl. I, fig. 39).

Le corps cellulaire est bourré d'inclusions graisseuses sous forme de gouttelettes de 3 à 4 μ fortement colorables en noir par l'acide osmique. Elles se teignent également d'une façon élective par le Soudan III.

Ces gouttelettes sont colorées en jaune sur le vivant et c'est cette coloration vue sous une grande épaisseur qui détermine la teinte d'un beau brun rouge du liquide cavitaire. Cette coloration est due au même pigment qui teint les cirres en rose saumon et la paroi du corps en jaune rougeâtre. J'ai constaté la solubilité de ce pigment jaune dans la benzine et par

l'acide sulfurique concentré, j'ai obtenu une coloration bleu fugace. L'épiderme de la paroi du corps m'a donné *in vitro* la même réaction.

Le pigment en question est la *tétronérythrine*, composé carotinoïde voisin de celui qui a été signalé par HOLLANDE (1914) dans les œnocytes des insectes et étudié avec soin par M. J. VERNE (1921) dans les téguments des Crustacés.

La présence des gouttelettes grasses détermine sur les coupes et sur les frottis une structure finement alvéolaire des éléocytes comparable à celle que nous avons décrite pour ces cellules chez les Néréidiens. Mais il y a ici quelque chose de spécial et de nouveau, c'est l'abondance des granulations oxyphiles qui dans les éléocytes de l'*Amphitrite* bourrent véritablement tout l'espace laissé libre par les globules de graisse. Ces granulations chez les Néréidiens étaient rares et disparaissaient de bonne heure.

Les granulations oxyphiles ont été décrites par M. KOLLMANN chez le Spirographe sous le nom de *sphérules albuminoïdes*. J'ai constaté qu'elles donnaient la réaction xanthoprotéique et qu'elles se coloraient fortement en jaune par l'iode. Leur nature albuminoïde est donc très probable.

Ces granulations sont remarquables par leur oxyphilie. Par leurs dimensions uniformes voisines de 1 μ , leur forme sphérique, leur aspect réfringent, leurs réactions colorantes, elles montrent tous les caractères des granulations α . Elles sont en effet colorables par l'éosine, par l'orange G et dans les mélanges prennent toujours les couleurs acides. J'ai trouvé qu'elles présentent comme les granulations α une sidérophilie assez marquée. Elles m'ont paru chez les formes jeunes être précédées de granulations basophiles très fines.

Dans le cytoplasme de l'éléocyte, j'ai constaté la présence au milieu des granulations oxyphiles de corps d'apparence cris-

talline visibles après l'emploi des fixateurs les plus divers y compris l'alcool. Ces corps se présentent ici comme des aiguilles, des bâtonnets plus ou moins incurvés, des fers de lance souvent tronqués, presque toujours de très petite dimension. Ils sont fortement acidophiles et prennent aussi la laque ferrique avec intensité. La méthode de Mann les montre avec une particulière netteté. Il est probable qu'il s'agit de débris musculaires comparables aux sarcolytes qu'on rencontre dans les éléocytes des Néréidiens (pl. I, fig. 39).

On trouve dans les éléocytes les plus volumineux des granulations d'un vert brunâtre observées pour la première fois dans les éléocytes de la *Terebella flexuosa* (Lanice conchilega) par CLAPARÈDE (1868). Cet auteur leur attribuait la coloration verte de ce Térébellien lors de la maturité sexuelle.

Ces grains verts, d'aspect fortement réfringent, très nombreux dans les éléocytes de certains individus, sont quelquefois absents, en particulier chez les formes jeunes, ce qui avait échappé à M. KOLLMANN (1908) et qu'il m'a été donné d'observer.

Recherchant les réactions microchimiques de ces grains verts, j'ai constaté qu'ils se décolorent par l'eau oxygénée, par l'acide acétique, par un séjour prolongé dans l'alcool fort. Dans l'acide chlorhydrique ils prennent une teinte rougeâtre, mais résistent à l'ébullition. Ils résistent de même à l'acide sulfurique concentré plus longtemps que le reste du cytoplasme. On les voit en effet apparaître un moment dans cet acide comme des grains incolores et réfringents. L'acide sulfurique étendu est sans action, les granulations passant seulement du brun vert au brun rouge.

L'acide acétique à chaud détruit la coloration verte et finit par dissoudre les grains eux-mêmes. L'eau oxygénée qui décolore les grains verts fait disparaître aussi la teinte jaune rougeâtre des sphérules graisseuses.

Traitant les grains verts par les réactifs des oxydases, j'ai obtenu leur coloration en bleu par la benzidine et en brun noir par le mélange naphthol α — paranitrosodiméthylaniline et les mêmes méthodes m'ont donné une coloration du noyau des leucocytes hyalins, montrant qu'il s'agit là de lieux d'oxydation.

La réaction du fer par la méthode du bleu de Prusse m'a toujours donné sur ces grains un résultat négatif.

J'ai constaté que les grains verts sont d'une grosseur à peu près uniforme dans une cellule déterminée. Une étude attentive de leur morphologie montre qu'ils sont formés d'une coque colorée en brun vert dont le contenu est incolore, ce qui est particulièrement visible lorsque cette écorce se trouve artificiellement rompue.

Ces grains, d'abord très petits, arrivent à une taille notable. Ils sont d'autant plus volumineux que l'éléocyte est plus âgé. On rencontre, en effet, dans certaines cellules des sphérules atteignant un diamètre de 4 à 5 μ et présentant une teinte bistre.

J'ai recherché les relations de ce pigment bistre avec l'hématine. La réaction de TEICHMANN m'a donné des cristaux d'hémine mais on ne peut tirer aucune conclusion de ce résultat, car il n'est pas possible d'obtenir une lymphe absolument privée de sang vasculaire à cause de l'abondance et de la fragilité des vaisseaux de la paroi du corps.

Par toutes leurs réactions, les grains verts des éléocytes de l'*Amphitrite Edwardsii* se rapprochent de ceux de hématies de la *Terebella lapidaria*. Ce sont donc des grains d'excrétion.

Les éléocytes de l'*Amphitrite Edwardsii* ont un noyau sphérique de 7 à 8 μ muni d'une membrane nucléaire nette, épaisse et très colorable. De gros grains de chromatine en occupent le centre, mais je n'ai pas observé de karyosome ni rien qui

rappelle la structure si spéciale du noyau des plasmocytes.

Le noyau semble occuper toujours une situation périphérique au contact de la membrane cellulaire où il est repoussé par l'abondance des inclusions graisseuses. On voit même qu'il subit un léger aplatissement au point où il est tangent à la membrane cellulaire. Lorsqu'il paraît central, c'est que le pôle nucléaire passe par l'axe optique.

Le noyau m'a paru à peu près aussi volumineux ($8\ \mu$) dans les formes jeunes que dans les plus grosses cellules et contrairement au cas de *Perinereis*, il ne m'a pas montré de signe de dégénérescence. Je crois même qu'il reste capable de se diviser, car j'ai vu des éléocytes pourvus de deux noyaux assez éloignés l'un de l'autre mais toujours au contact de la membrane. Les éléocytes à deux noyaux ne sont pas rares et cependant je ne puis dire avec certitude si la division nucléaire est suivie de plasmodiérèse.

Quelle est l'origine des éléocytes? Je crois qu'ils sont le résultat de la transformation des granulocytes que j'ai décrits ci-dessus et dont les grains albuminoïdes offrent les mêmes réactions et le même aspect que ceux des éléocytes. Ces granulocytes sont rares lors de la maturité sexuelle, car la transformation de ces cellules en éléocytes est alors achevée.

On constate que les leucocytes granuleux augmentant de taille, leur contour devient net et par tous leurs caractères ces cellules constituent une forme de passage entre les lymphocytes et les éléocytes jeunes.

Les formes jeunes d'éléocytes présentant une taille de $15\ \mu$ sont déjà pourvues d'une membrane d'enveloppe très fine de moins de $1\ \mu$ d'épaisseur et fortement basophile. Le cytoplasme a lui-même une réaction basophile légère et se montre finement granuleux.

Très tôt on y distingue ces corps en fuseaux ou ces ai-

guilles que nous avons considérés comme des sarcolytes.

Les éléocytes se rencontrent en grand nombre chez l'*Amphitrite Edwardsii* jusque dans les cirres dont la teinte d'un rose saumon ou fleur de pêcher rappelle celle du pigment nommé hémerythrine par KRUKENBERG. Cette coloration est due à la présence des éléocytes qui se trouvent dans la cavité des cirres. Cette cavité est en communication avec le cœlome bourré lui-même de ces éléments dont la graisse est, nous l'avons vu, colorée par un pigment carotinoïde, la tétronérythrine. Les éléocytes se retrouvent, quoique plus rarement, jusque dans les branchies où on voit sur la coupe deux vaisseaux, l'un afférent, l'autre efférent et un diverticule du cœlome.

Dans la paroi des branchies j'ai observé la présence de nombreux grains de pigment de teinte, d'aspect et de réactions micro-chimiques superposables aux gros grains d'un brun rouge qu'on trouve dans les éléocytes âgés.

J'ai vu aussi que les éléocytes sont sensibles en quelque mesure aux variations de la tension osmotique. Par adjonction d'eau distillée à la lymphe, j'ai vu ces cellules devenir régulièrement sphériques, les grains verts se rassembler sous la membrane cellulaire et j'ai même pu assister à l'explosion de la cellule avec dispersion des grains d'excrétion.

De l'exposé ci-dessus il résulte que les éléocytes de l'*Amphitrite Edwardsii* présentent une morphologie assez spéciale. Ils se distinguent de ceux des Néréidiens par l'abondance de ces granulations oxyphiles qui persistent longtemps et la présence de grains verts représentant des produits d'excrétion.

B. — SANG VASCULAIRE.

Le sang vasculaire de l'*Amphitrite Edwardsii* présente une belle teinte rouge pourpre un peu différente de la teinte rouge

vif que présente le sang vasculaire de la plupart des Annélides. Je ne doute pas cependant de la présence de l'hémoglobine dans ce sang ayant pu obtenir des cristaux d'hémine absolument typiques.

Comme chez la plupart des Polychètes, le sang vasculaire de l'*Amphitrite Edwardsii* est pauvre en éléments. De S^t-JOSEPH (1894) y signale des « hématies » de 16 μ . qu'il m'a été impossible d'y retrouver. Je n'y ai vu qu'une catégorie de cellules. Ce sont de petits éléments de 7 à 8 μ de diamètre pourvus d'un beau noyau de 4 à 5 μ entouré d'une fine écorce de cytoplasme ; la chromatine très colorable s'y présente en gros grains. Le cytoplasma est basophile. Le corps cellulaire est arrondi ou nettement ovoïde, mais le noyau est toujours fortement chromatique.

A côté de ces petites cellules qui ressemblent à des lymphocytes et qui sont les plus nombreuses, j'en ai trouvé d'un peu plus volumineuses à noyau découpé en croissant.

Ces deux variétés de cellules sont rares et, sur de nombreuses coupes, on n'en observe aucune.

III. — *Amphitrite rubra* Risso.

LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

La lymphe de cet Annélide assez commune à Cette a une teinte rougeâtre comme celle de l'*Amphitrite Edwardsii*. J'ai étudié avec soin les éléments de cette lymphe. Voici le résultat de mes observations :

On est frappé dès l'abord par le nombre élevé de cellules qui remplissent le liquide coelomique peu avant la maturité sexuelle. Les plus abondantes sont les éléocytes et les leucocytes fusiformes.

J'ai constaté tout d'abord l'existence de petits lymphocytes dont le cytoplasma relativement abondant pour la taille du noyau a une réaction nettement basophile. Le noyau est arrondi, avec des grains de chromatine fortement colorables, mais dépourvu de nucléole.

Le cytoplasme montre des propriétés amiboïdes. Au voisinage de la maturité sexuelle, les leucocytes sont relativement peu abondants et ne se rencontrent guère qu'à la périphérie de la cavité coelomique et surtout dans les points où l'épithélium prolifère, constituant des sortes d'organes lymphogènes rudimentaires.

Libres dans la lymphe, les petits lymphocytes s'accroissent et se transforment en leucocytes hyalins plus volumineux. Ces leucocytes ont le plus souvent une forme ovoïde. Ils n'ont pas la forme très allongée que nous avons observée chez l'*Amphritite Edwardsii* et que nous retrouverons dans d'autres espèces.

Dans ces leucocytes le noyau est arrondi ou ovoïde, mais il est le plus souvent allongé et toujours fortement chromatique. Le cytoplasme est clair et se colore en rouge par le triacide d'EHRlich, en rose par le TRIBONDEAU. On n'aperçoit pas dans le cytoplasme de formations fibrillaires comparables à celles des Néréidiens qui sont sans doute des fibrilles musculaires dissociées et phagocytées. Mais après fixation par le sublimé, on voit cependant dans le cytoplasme une fine structure réticulaire orientée suivant le grand axe de la cellule.

On trouve chez certains leucocytes hyalins un noyau allongé en bâtonnet et ce bâtonnet se montre recourbé en V irrégulièrement déformé. Il s'agit là sans doute de figures amitotiques en relation avec la multiplication de ces cellules.

A côté de ces leucocytes hyalins ovoïdes on en trouve d'autres dont le noyau est également allongé en bâtonnet, mais

dont le cytoplasme a un contour arrondi et semble s'entourer d'une fine membrane. Il s'agit sans doute de la transformation des leucocytes hyalins en jeunes éléocytes par suite de l'apparition d'une fine membrane et de granulations oxyphiles extrêmement ténues. Le plus souvent, les granulations oxyphiles apparaissent alors que la cellule a encore des dimensions réduites et les caractères d'un lymphocyte (pl. II, fig. 26).

L'apparition de cette membrane qui entoure les éléocytes semble être ici plus précoce que chez les Néréidiens et, de bonne heure, le granulocyte prend les caractères d'un éléocyte jeune par l'apparition de sphérules graisseuses.

Les éléocytes de l'*Amphitrite rubra* sont des cellules de 15 à 30 μ de diamètre entourées d'une fine écorce de cytoplasme ressemblant à une membrane qui est particulièrement apparente sur les coupes (pl. II, fig. 8).

Ces cellules contiennent en grand nombre des sphérules graisseuses plus ou moins volumineuses dont la graisse est colorée par un pigment d'un jaune rougeâtre qui est la tétrônérythrine.

En dehors des sphérules graisseuses, le cytoplasme contient un grand nombre de granulations albuminoïdes de 2 μ environ de diamètre, quelquefois même plus volumineuses qui se colorent en rouge violacé par le triacide, en rose par les éosinates d'azur et de bleu et par la méthode éosine-bleu de KÜHNE, en bleu clair par le bleu de UNNA qui colore la chromatine en violet.

Les éléocytes se distinguent très facilement sur les coupes des ovocytes, car ces derniers ont des granulations qui se montrent nettement basophiles à un stade très précoce. Plus tard, apparaissent à côté de ces dernières des granulations vitellines qui se montrent oxyphiles mais se colorent moins fortement par l'éosine que les granulations oxyphiles des éléo-

cytes. Dans un mélange d'éosine et d'orange, ces dernières se montrent plus fortement acidophiles.

En dehors des grains oxyphiles on rencontre dans les éléocytes de l'*Amphitrite rubra* quelques grains verts d'excrétion qui se montrent colorés par le bleu de méthylène dans la méthode éosine-bleu de KÜHNE.

Le bleu de méthylène colore aussi parfois l'enveloppe des sphérules graisseuses qui ont disparu, dissoutes par les réactifs.

Chez l'*Amphitrite rubra* le noyau des éléocytes contient un nucléole net et constant. Il se montre franchement basophile par la méthode d'EHRlich et par toutes les autres méthodes que j'ai employées. Le noyau est toujours sphéroïdal et se trouve le plus souvent en contact avec la membrane cellulaire où il est repoussé par les sphérules graisseuses. Il possède une membrane relativement épaisse où le bleu de méthylène montre à l'un des pôles un épaississement en calotte.

La chromatine n'est pas très abondante. Elle paraît rassemblée dans le nucléole, mais rien dans la disposition de la chromatine ne rappelle la morphologie si spéciale du noyau des plasmocytes des Vertébrés.

Quelle est l'origine des éléocytes? Il semble, comme nous l'avons vu, qu'ils résultent de la transformation des granulocytes. Ce sont des granulocytes modifiés ayant abouti à une transformation spéciale par accumulation de réserves.

Je crois donc qu'on peut confondre les petits granulocytes éosinophiles avec des éléocytes jeunes.

A ce stade l'éléocyte se présente comme une petite cellule sphérique de 6 à 7 μ possédant un noyau volumineux, très chromatique, muni d'un nucléole et le cytoplasme est bourré de granulations éosinophiles très fines (1 μ ou moins de 1 μ). Il existe déjà à ce stade une très fine membrane.

Le cytoplasme a une réaction acidophile et se montre creusé

de petites vacuoles occupées par des granulations graisseuses. Cette forme est très comparable à celle que nous avons décrite sous le nom de granulocyte vacuolaire (pl. I, fig. 33, 36, 37).

Ce granulocyte éosinophile se transforme en éléocyte par accroissement du nombre des granulations graisseuses. Les grains oxyphiles s'accroissent eux aussi de volume et peuvent arriver à 2 μ sur les éléocytes ayant atteint leur complet développement.

On observe sur l'*Amphitrite rubra* un fait curieux qui pourrait être considéré comme un bourgeonnement d'éléocytes aux dépens de l'épithélium coelomique. En réalité, il n'en est rien.

L'épithélium coelomique se présente presque partout avec les caractères d'un endothélium très net et très visible. Or, en certains points du revêtement, spécialement à la surface des muscles rétracteurs des soies, j'ai constaté que les cellules endothéliales s'hypertrophient énormément à l'époque de la maturité des éléments sexuels et se chargent de sphérules graisseuses et de grains oxyphiles en tout semblables à ceux des éléocytes. Les cellules endothéliales gonflées de graisse prennent donc figure d'éléocytes et peuvent acquérir un volume supérieur à celui de ces derniers (pl. VI, fig. 14).

Ces faits pourraient être interprétés comme un phénomène de leucopoièse aboutissant à la production d'éléocytes qui se détacheraient directement de l'endothélium péritonéal au terme de leur développement. La chose est possible, mais le développement aux dépens de cellules déjà libres dans le coelome ne peut être nié. On sait du reste combien il est fréquent chez les Annélides de voir les cellules péritonéales prendre sans se détacher des caractères semblables à ceux des cellules qui en sont dérivées ontogénétiquement.

Les éléments du sang vasculaire comparables à ceux de l'*Amphitrite Edwardsii*, sont ici fort rares.

IV. — *Lanice conchilega*. Pallas.

Dans ses Annélides du golfe de Naples, CLAPARÈDE (1868) étudie avec quelque détail la *Terebella flexuosa* qui est la *Lanice conchilega* de PALLAS. Il a signalé la présence dans le coelome de cet Annélide de cellules graisseuses présentant des grains verts. Il attribue à la présence de ces grains la coloration verte prise par l'animal à l'époque de la maturité sexuelle. De ST-JOSEPH (1894), dans la description qu'il fait de cet Annélide, parle des œufs et des zoospermes, mais ne dit rien des autres éléments du coelome.

LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

Depuis les observations de CLAPARÈDE, la lymphe de la *Lanice conchilega* n'a point été étudiée. Aussi ai-je repris son étude cytologique.

Recherches personnelles : La lymphe de la *Lanice conchilega* présente comme un liquide de teinte jaunâtre ou verdâtre, de consistance fort épaisse aux approches de la maturité sexuelle.

Ce liquide vu au microscope paraît incolore, sa coloration étant due aux éléocytes qu'on y trouve en grand nombre. J'y ai observé des leucocytes de divers ordres.

Parmi les leucocytes hyalins, les uns sont de petite taille, avec un beau noyau sphérique et un cytoplasme peu abondant et basophile, ayant les caractères de lymphocytes.

A côté d'eux, on en trouve de plus volumineux par suite de l'augmentation de la quantité de cytoplasme qui sont amiboïdes et présentent des propriétés phagocytaires très marquées. Leur cytoplasme, contrairement à celui des petits lymphocytes, se montre légèrement acidophile.

A mesure que la quantité de cytoplasme augmente les pro-

priétés amiboïdes deviennent de plus en plus évidentes.

Les plus grands leucocytes hyalins présentent le plus souvent une forme de fuseau parfois très allongé et comparable aux formes de leucocytes hyalins que j'ai décrites chez l'*Amphitrite Edward-sii*. Le fuseau a pris l'aspect d'une lanière diversement contournée. Le cytoplasme se montre faiblement oxyphile et après fixation au sublimé présente une structure très finement réticulée. Ces leucocytes sont très abondants dans les coelomes lors de la maturité sexuelle. Ils sont au moins aussi nombreux que les éléocytes.

Éléocytes : Les éléocytes de la *Lanice conchilega* sont des cellules volumineuses à l'état de complet développement. Leurs dimensions varient entre 10 et 40 μ . Elles peuvent même paraître plus grandes, lorsqu'elles se trouvent étalées sur les préparations par impression et sur les frottis (pl. I, fig. 25, 29, 43).

Ces éléocytes présentent en général une forme sphérique. Ils semblent entourés d'une très fine membrane d'enveloppe qui, en réalité, n'est qu'une apparence. Elle ne doit pas être considérée comme une membrane histologique, mais comme une simple condensation périphérique du cytoplasme.

Le cytoplasme est bourré de sphérules réfringentes de dimensions variées qui se montrent serrées autour du noyau et parfois relativement volumineuses dans les formes jeunes. Elles sont parfois très fines et très nombreuses. Leur état est liquide, car elles se fusionnent facilement en gouttes volumineuses.

J'ai coloré ces sphérules par le Soudan III. Par l'acide osmique, elles prennent une teinte d'un noir intense. Leur nature grasseuse n'est pas douteuse. Sur le vivant elles présentent une teinte jaunâtre qui est l'origine de la coloration du liquide coelomique.

Le cytoplasme se montre très finement granuleux. Il a une

réaction basophile dans les formes jeunes, faiblement acido-phile dans les formes âgées.

En plus des sphérules graisseuses, j'ai constaté la présence dans les éléocytes de la *Lanice conchilega* de granulations oxyphiles très nettes et qui se distinguent de celles des éléocytes de l'*Amphitrite Edwardsii* par leur rareté relative. Ces granulations qui chez l'*Amphitrite* bourraient littéralement tout l'espace laissé libre par les sphérules graisseuses sont ici éparses. On en trouve rarement plus d'une vingtaine, même dans les cellules les plus volumineuses.

Ces granulations, parfaitement arrondies, ont un aspect réfringent, elles sont franchement acidophiles et paraissent avoir une affinité plus marquée encore pour la fuchsine acide que pour l'éosine, mais elles se colorent bien par tous les colorants acides.

Je n'ai point trouvé dans les éléocytes de la *Lanice conchilega* de cristaux comparables à ceux que j'ai décrits dans les mêmes cellules chez les Néréidiens.

En dehors des sphérules graisseuses et des grains oxyphiles, on trouve dans les éléocytes des grains verts qui sont absents chez certains individus, alors qu'ils sont fort abondants chez d'autres et atteignent dans cette espèce une taille inusitée (pl. I, fig. 30 et 34).

Le plus souvent, les grains verts sont localisés dans certaines cellules ayant tous les caractères d'éléocytes dégénérés qui auraient consommé leurs réserves. Leur volume est généralement moitié moindre que celui des éléocytes les plus gros. Il semble que les sphérules graisseuses et les grains oxyphiles aient disparu dans ces cellules pendant que se formaient les grains verts. Ces derniers apparaissent sous forme de granulations très fines d'un jaune verdâtre.

Ces granulations augmentent peu à peu de volume et arrivent

à former des sphères de forte taille, pouvant atteindre jusqu'à 20 μ de diamètre et même davantage (pl. I, fig. 30).

Ces sphères d'une belle teinte vert émeraude montrent une structure (pl. I, fig. 34). Elles sont formées d'une série de sphérules colorées séparées par un réticulum finement granuleux. Cette structure est à rapprocher de celle que j'ai observée pour les grains verts les plus volumineux dans les cellules intestinales du *Chétopère* (1922) (14).

On trouve les grains verts en grand nombre dans certains éléocytes dont le corps cellulaire a presque disparu. Ces cellules arrivent à constituer des sortes de sacs bourrés de ces grains. Il s'agit là sans nul doute d'une dégénérescence particulière de ces cellules par accumulation de substances d'excrétion. Le noyau, souvent en dégénérescence, montre des signes de pycnose, puis se colore de façon homogène et enfin disparaît.

Le noyau des éléocytes, arrondi chez les formes jeunes, est le plus souvent déformé ou présente une structure vacuolaire chez les cellules âgées. Ce noyau présente fréquemment des figures d'amitose (pl. I, fig. 43).

Souvent en bissac, il peut même prendre des formes plus complexes aboutissant à l'aspect d'une grappe. J'ai cependant rarement vu des éléocytes à deux noyaux.

J'ai recherché l'origine des éléocytes chez la *Lanice conchilega* et j'ai pu constater tous les passages entre le lymphocyte et l'éléocyte de grande taille.

On voit le cytoplasme se charger de grains de graisse et ce n'est que lorsque la cellule a acquis un certain volume qu'apparaissent sous forme de granulations extrêmement fines les grains oxyphiles. A mesure que la cellule augmente de volume, ces grains s'accroissent sans devenir pour cela plus nombreux (pl. I, fig. 25 et 29).

Dans la plupart des éléocytes les grains verts manquent à ce stade. Ce n'est que lors de l'utilisation des réserves qu'on

les voit apparaître chez la *Lanice conchilega*. D'abord très fins, ils augmentent progressivement de volume pour atteindre chez cette espèce un volume considérable. Ils constituent alors de grosses concrétions d'une belle couleur verte.

Finalement, la cellule est réduite à un sac de grains verts dont l'enveloppe cytoplasmique disparaît. Les masses de grains verts sont alors dissociées dans le coelome. On voit les jeunes leucocytes hyalins s'en emparer et les transporter vers les néphridies. Cette phagocytose des grains verts est un fait très fréquent.

A côté de cette forme de phagocytose excrétrice, j'ai observé chez la *Lanice conchilega* des figures très curieuses (pl. I, fig. 40) dont l'interprétation paraît difficile de prime abord. Il s'agit de la phagocytose d'éléocytes les uns par les autres ou de jeunes éléocytes par des leucocytes hyalins. Ce qui est frappant dans ces phénomènes, c'est de voir des cellules véritablement déformées, remplies à éclater par plusieurs autres cellules, le cytoplasme de la cellule-hôte étant réduit à une mince écorce recouvrant le paquet de cellules englobées formé parfois de sept ou huit éléments. Il s'agit bien de phagocytose, car la mince enveloppe qui entoure le groupe de jeunes éléocytes est toujours nucléée et le noyau est parfois plus volumineux et présente des caractères différents.

J'ai pu constater que si la cellule qui englobe les jeunes éléocytes a souvent les caractères d'un leucocyte hyalin, elle peut avoir ceux d'un éléocyte, c'est-à-dire présenter des sphérules graisseuses et des granulations oxyphiles.

Ces faits sont fréquents chez la *Lanice conchilega*, ils sont à rapprocher de ceux que nous avons signalés dans les éléocytes des Néréidiens. Nous avons vu combien les phénomènes de phagocytose sont développés dans le coelome de ces Annélides : phagocytose de débris musculaires, de granulocytes, etc.

Les figures que je viens de décrire prouvent que les éléocytes conservent jusqu'à un stade avancé un haut pouvoir phagocytaire leur permettant d'englober à la fois jusqu'à sept ou huit cellules jeunes.

En dehors des éléocytes, je n'ai jamais rencontré chez la *Lanice conchilega* de granulocytes vrais. Les éléocytes doivent être considérés comme homologues de ces derniers et ils sont remarquables chez cette espèce par le petit nombre et l'apparition tardive des granulations oxyphiles.

Dans le sang vasculaire de la *Lanice conchilega* de ST-JOSEPH (1894) a signalé de très petites hématies. Il a fourni une description sommaire mais exacte de l'appareil circulatoire de cette espèce.

J'ai retrouvé dans le sang vasculaire de petites cellules ayant le caractère de microlymphocytes qui sont relativement peu nombreuses et se montrent toujours plus petites que les lymphocytes du liquide cavitaire (pl. I, fig. 35).

V. — *Pista cristata* O. F. Müller

Je ne veux pas quitter les Térébelliens sans dire un mot de cette espèce chez laquelle j'ai rencontré des éléocytes ressemblant tellement à des hématies coelomiques qu'on peut hésiter à leur sujet et les considérer comme un type de transition.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

La lymphe périviscérale de la *Pista cristata* a une teinte d'un rose vineux. Examiné au microscope *in vivo*, j'ai pu me rendre compte qu'elle était formée d'un plasma incolore contenant des cellules de plusieurs sortes dont les plus grandes en forme de disques ovoïdes présentent une couleur d'un jaune pâle qui

est l'origine de la teinte particulière que présente la lymphe.

J'ai trouvé tout d'abord dans la lymphe de petites cellules ayant les caractères de lymphocytes. A côté de ces cellules on trouve en abondance des leucocytes hyalins répondant au type fusiforme. Ces leucocytes présentent en effet une forme allongée due à la présence de deux pseudopodes étirés, la partie moyenne du corps étant réduite à l'épaisseur du noyau.

Ces leucocytes lorsqu'ils rétractent leurs pseudopodes présentent une forme arrondie. Ils jouissent de propriétés phagocytaires très marquées qui s'exercent sur des débris musculaires, indice d'un certain degré d'histolyse peut-être en relation avec une ébauche d'épitoque.

A côté de ces leucocytes on est frappé par l'existence dans la lymphe de grandes cellules présentant une forme générale ovoïde et une teinte jaunâtre qui est la cause de la coloration de la lymphe. Ces cellules qui ont de 30 à 50 μ ont l'apparence de disques biconvexes très minces à bords tranchants qui ressemblent à des hématies de Batraciens (pl. II, fig. 29 et 30).

Sur le vivant, ces cellules sont colorées en jaune pâle par un pigment dont je n'ai malheureusement pu vérifier la nature. Mais j'ai vu que ce pigment avait la propriété de disparaître par l'eau distillée qui le dissout. S'agit-il d'hémoglobine? Je n'ai malheureusement pu le vérifier au spectroscope ou par la réaction de TEICHMANN comme je l'ai fait pour beaucoup d'espèces. Quoi qu'il en soit, ces cellules rappellent des hématies par leur forme de disques aplatis et par la présence d'une membrane très nette quoique mince, particulièrement visible sur les coupes. Elles renferment de petites sphérules graisseuses surtout abondantes vers les bords. On y trouve aussi de très fines granulations oxyphiles rappelant celles qu'on rencontre dans d'autres formes d'éléocytes. Mais ici elles sont rares et dépassent rarement 1 μ . Enfin, sur les cellules les plus volumi-

neuses on voit des grains verts disposés en général en auréole autour du noyau. Le cytoplasme présente après fixation au sublimé une structure finement reticulée et les grains oxyphiles se montrent aux mailles du réseau.

Le noyau est arrondi et clair. La chromatine est rassemblée en un nucléole assez volumineux et en grains généralement accolés à la membrane nucléaire. Il y a souvent deux noyaux. J'ai recherché l'origine de ces cellules et j'ai trouvé tous les passages entre elles et le leucocyte hyalin qu'on voit prendre une forme régulière par suite de l'apparition d'une membrane dont l'existence est nette même sur les frottis.

On voit alors apparaître dans ces cellules de très fines granulations oxyphiles qu'on retrouve, à peine plus volumineuses, dans les cellules complètement développées. On constate en même temps l'apparition de la graisse.

B. — SANG VASCULAIRE.

L'appareil circulatoire de la *Pista cristata* répond au type classique des Térébelliens. Le sang vasculaire est coloré en rouge par l'hémoglobine qui se trouve en dissolution dans le plasma. Après fixation par le liquide de BOVIN, le plasma hémoglobique donne un coagulum granuleux.

Dans le sang vasculaire j'ai trouvé des cellules relativement peu nombreuses et présentant l'apparence soit de petits lymphocytes arrondis, soit de leucocytes à cytoplasme plus abondant, de forme générale ovoïde. Le cytoplasme de ces hémocytes est hyalin, homogène. Il est parfois assez fortement colorable (pl. IV, fig. 3 et 4).

VI. — *Spirographis Spallanzanii*, Viv.

Ce bel Annélide appartient à une famille de Polychètes Sédentaires, les Serpuliens dont QUATREFAGES a souligné le caractère le plus frappant qui est le transport des organes respiratoires du corps vers la tête. Nous étudierons trois types de cette famille : *Spirographis Spallanzanii*, *Sabella pavonina*, *Branchiomma vesiculosum*.

A. — LYPHE PÉRIVISCÉRALE.

C'est CLAPARÈDE (1868) qui a fait la première étude cytologique de la lymphe du Spirographe. Il écrit : « A l'époque de la maturité sexuelle, la cavité périviscérale se remplit de cellules flottantes renfermant de petits granules oranges et des gouttelettes pâles d'apparence huileuse ; le nombre de ces dernières varie d'une à une vingtaine et au delà. »

M. KOLLMANN (1908) a repris cette étude avec quelque détail. Il n'a trouvé chez le Spirographe de leucocytes que sur un seul échantillon. Dans les autres, il n'a vu que des formes jeunes des éléocytes qu'il propose de nommer cellules adipo-sphéruleuses. Il croit à l'apparition progressive de ces cellules aux dépens des leucocytes. Il a noté l'existence à côté des sphérules graisseuses et des grains verdâtres de petites granulations incolores et acidophiles qu'il considère comme de nature albuminoïde.

Recherches personnelles : Le Spirographe étant assez abondant à Cette, il m'a été possible de reprendre l'étude cytologique de la lymphe.

Il est exact, comme le dit M. KOLLMANN, que les leucocytes sont relativement rares chez cet Annélide à l'époque du développement des produits sexuels. Cette rareté contraste avec l'abondance

des leucocytes fusiformes constatée chez d'autres espèces à éléocytes.

J'ai cependant pu trouver à côté des éléocytes des leucocytes hyalins ayant tous les caractères de lymphocytes, mais les leucocytes fusiformes sont absents. J'ai même pu me rendre compte du haut pouvoir phagocytaire de ces leucocytes hyalins qui phagocytent des sarcolytes absolument comparables à ceux des Néréidiens et prennent, ici aussi, l'allure de corps en fuseaux striés plus ou moins réguliers.

Eléocytes : J'ai repris l'étude des éléocytes du Spirographe. M. KOLLMANN les décrit comme sphériques. Ils m'ont paru ne l'être qu'exceptionnellement.

Ce sont en effet de grosses cellules de 40 μ en moyenne présentant sur le vivant la forme d'un ovoïde un peu aplati. Sur les frottis elles prennent un contour circulaire et semblent présenter une fine membrane d'autant plus nette que le contenu granuleux de la cellule est parfois retracté. J'ai noté que si on ajoute de l'eau distillée à la lymphe, le diamètre de l'éléocyte augmente et la membrane apparaît alors avec une grande netteté (pl. I, fig. 46).

Les éléocytes sont bourrés de sphérules adipeuses de 4 à 8 μ qui sont incolores contrairement à celles de l'*Amphitrite Edwardsii* que nous avons vues teintées par un pigment carotinoïde, d'où l'aspect brillant et clair des éléocytes dans une lymphe dont le plasma, chose exceptionnelle, se trouve coloré en vert par le pigment respiratoire, la chlorocruorine.

À côté des sphérules adipeuses, on trouve des sphérules d'excrétion dont la couleur est d'un brun rouge sur le vivant, comme l'avait vu CLAPARÈDE. Ces grains d'excrétion passent au vert par les réactifs et ressemblent sur les préparations à ceux des autres Polychètes à éléocytes.

Un fait frappant est l'abondance de ces grains verts dans

certaines cellules souvent agglutinées en masse dans le coelome. Ces cellules sont des éléocytes diminués de taille, ayant consommé leurs réserves et accumulé des substances d'excrétion. On pourrait les prendre, au premier abord, pour des cellules du chloragogue détachées, à cause de la ressemblance de leurs grains verts avec ceux de ces cellules. Mais il n'en est rien. Il s'agit d'éléocytes évolués, aboutissant à une dégénérescence par accumulation de grains d'excrétion. Finalement le noyau disparaît et la cellule est réduite à une sorte de *sac à grains verts* parmi lesquels certains sont volumineux et structurés.

Un des caractères les plus remarquables des éléocytes du *Spirographe* est l'abondance vraiment extraordinaire des granulations oxyphiles qui acquièrent ici une taille notable (2 μ et davantage) et bourrent véritablement dans les cellules tous l'espace laissé libre par les sphérules graisseuses (pl. I, fig. 46). Ces grains sont nettement sphériques, le plus souvent égaux entre eux. Ils se sont montrés acidophiles par tous les réactifs que j'ai employés, prenant l'orange G avec élection dans les mélanges. La méthode de REGAUD colore une coque en demi-lune, simple ou double, autour de ces granulations oxyphiles. J'ai constaté que les grains des éléocytes du *Spirographe* ne donnent pas la réaction des oxydases avec la benzidine. Par contre, les grains de vitellus des ovocytes donnent cette réaction, ce qui permet de distinguer avec facilité ces cellules des éléocytes, si le simple examen du noyau ne suffisait pas pour faire cette distinction. La réaction est donnée aussi par le liquide cavitairé par suite de la présence de la chlorocruorine qui se comporte comme une peroxydase.

Les éléocytes du *Spirographe* sont munis d'un gros noyau clair où la chromatine est rassemblée en un gros karyosome et en grains fins.

M. KOLLMANN (1908) a recherché la filiation de ces cellules à réserves avec les leucocytes et conclut : « Nous ne pouvons admettre cette filiation d'une manière absolument certaine, mais nous aurions tendance à la croire réelle. » La graisse apparaîtrait d'abord, puis ensuite les sphérules albuminoïdes. Or, étudiant des stades jeunes, j'ai vu que les éléocytes se montrent parfaitement différenciés, alors qu'ils sont encore de taille réduite (8 à 10 μ). On leur voit déjà une sorte de membrane, des granulations oxyphiles très fines et deux ou trois grosses gouttes de graisse. Aussi loin qu'il m'a été possible de remonter, presque jusqu'au lymphocyte, j'ai toujours trouvé des grains oxyphiles qui apparaissent très tôt, mais sont d'abord d'une grande finesse et de réaction plutôt basophile. L'apparition de la graisse qui est aussi très précoce paraît cependant postérieure (pl. I, fig. 21 et 22).

On a affaire à de petites cellules de 7 à 8 μ ayant tous les caractères des cellules que nous avons décrites dans d'autres formes sous le nom de granulocytes vacuolaires.

La filiation aux dépens des leucocytes me paraît certaine et se ferait, selon moi, aux dépens des granulocytes.

Les éléocytes doivent donc être considérés comme des granulocytes géants possédant une surcharge graisseuse (pl. I, fig. 46).

B. — SANG VASCULAIRE.

M. CUÉNOT (1891) a vu dans le sang vert du Spirographe et de l'*Amphiglene mediterranea* des amibocytes très nombreux mesurant de 6 à 8 μ , dont les plus gros renferment de fins granules jaunâtres qu'il considère comme la source du pigment sanguin.

C'est sur un Serpulien, une Sabelle que MILNE-EDWARDS (1837) aperçut le premier la coloration verte du sang. Dans cette

famille la couleur du sang varie du rouge brillant au vert-pré. Il lui a semblé incolore dans plusieurs petites espèces.

Pris dans les vaisseaux, le sang du Spirographe est d'un beau vert, d'autant plus intense qu'il est plus oxygéné. Le pigment qui le colore a été nommé *chlorocruorine*, par RAY-LANKESTER (1869). J'ai pu faire sur ce pigment quelques observations que j'exposerai dans la troisième partie à propos des notions générales sur le sang vasculaire.

Je dirai seulement ici que j'ai constaté que la chlorocruorine du Spirographe se comportait vis-à-vis de la benzidine comme une peroxydase à la façon de l'hémoglobine et qu'elle se colorait avec intensité par l'éosine.

Dans le sang vasculaire, j'ai trouvé de petits lymphocytes de 4 à 8 μ . munis d'un gros noyau fortement chromatique et d'un cytoplasme très peu colorable par l'éosine, beaucoup moins que le plasma à chlorocruorine. Ces lymphocytes sont relativement rares dans le sang et je n'ai pu retrouver les leucocytes à fins granules jaunes dont parle M. CUÉNOT.

VII. — *Sabella pavonina*. Sav.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

La lymphe de la *Sabella pavonina* a été peu étudiée cytologiquement. M. KOLLMANN (1908) signale des cellules à réserves très semblables à celles des Spirographes, mais plus petites, à gouttelettes grasses plus volumineuses et plus rapprochées, d'où un aspect mûriforme, à sphérules albuminoïdes plus rares et un peu moins acidophiles.

Recherches personnelles : La description que donne M. KOLLMANN est très exacte. Les éléocytes de la *Sabella pavonina* sont relativement petits, mais munis de grosses sphérules graisseuses

qui donnent en l'effet à la cellule un aspect mûriforme. J'ai coloré ces sphérules au Soudan III et constaté qu'à côté des sphérules volumineuses, il en est de beaucoup plus fines également de nature grasseuse.

Parmi ces morules, certaines sont formées en totalité ou en partie de sphérules d'un brun rouge. Il s'agit de sphérules d'excrétion. Ces sphérules brunes ont une structure et sont décomposables en granulations plus fines.

J'ai constaté chez certains individus de *Sabella pavonina* des éléocytes à grains bruns en si grand nombre qu'ils donnent à la lymphe une teinte brune.

Les éléocytes de *Sabella pavonina* possèdent une sorte de membrane cellulaire bien visible sur les frottis. Le noyau, clair, est toujours situé au contact de celle-ci où il est repoussé par l'abondance des sphérules grasseuses. Il contient en général un karyosome central et des grains de chromatine à la périphérie sous la membrane nucléaire (pl. I, fig. 48).

Les granulations albuminoïdes sont arrondies et fort nombreuses, mais elles sont de plus petite taille que chez l'*Amphitrite Edwardsii* et un peu moins serrées. Elles sont franchement oxyphiles, prenant l'orange dans un mélange d'éosine et d'orange.

J'ai rencontré fréquemment, surtout dans les jeunes éléocytes des corps en fer de lance striés longitudinalement qui doivent être considérés comme des sarcolytes.

B. — SANG VASCULAIRE.

Le système circulatoire de la *Sabella pavonina* a été étudié par de SAINT-JOSEPH (1894). Comme chez beaucoup de Sédentaires, l'intestin est entouré d'un sinus sanguin qui se prolonge en avant par un vaisseau dorsal occupant seulement la partie

inférieure du premier segment et débouchant dans un plexus périsvécéral et périœsophagien.

Le vaisseau ventral est noir comme les branches qui s'en détachent, cette coloration est due à deux bandelettes de cellules chloragogènes appliquées de chaque côté des vaisseaux.

Dans les branchies, le sang est d'un beau vert. Je n'ai pu y distinguer aucune cellule dans les plus fins vaisseaux. Par contre, au niveau du sinus intestinal dont le plasma chlorocruorique se colore avec intensité par l'éosine en rouge brillant, j'ai vu des cellules libres dans le plasma. Elles sont remarquables par un noyau fortement chromatique et un cytoplasme très peu abondant et bien moins éosinophile que le plasma sanguin.

VIII. — *Branchiomma vesiculosum*. Mont.

A. — LYPHE PÉRIVISCÉRALE.

BRUNOTTE (1888) a consacré un travail à l'étude du *Branchiomma vesiculosum* assez abondant à Cette où j'ai pu m'en procurer plusieurs exemplaires.

Il consacre quelques pages aux éléments figurés de la cavité générale, mais semble confondre les leucocytes avec les éléments génitaux jeunes. Il distingue cependant des corpuscules petits, sphériques, hyalins, des masses framboisées quelques cellules claires incolores.

On reconnaît dans cette description les lymphocytes et les leucocytes hyalins. Les masses framboisées sont les éléocytes ou bien les spermatogemmes.

Recherches personnelles : J'ai constaté chez le *Branchiomma vesiculosum* l'existence d'éléocytes de très petite taille, bien

plus petits que ceux de la *Sabella pavonina*, possédant quelques fines granulations graisseuses et des granulations albuminoïdes fort rares. Ils se rapprochent par leur morphologie de ceux des Néréidiens.

Le noyau est presque toujours déformé par le contact des sphérules graisseuses qui bourrent la cellule. On trouve quelques granulations éosinophiles très fines (pl. I, fig. 23 et 24).

Lors de la maturité sexuelle, ces cellules sont peu nombreuses et bien souvent surtout chez les femelles, je n'en ai pas rencontré. Par contre, on trouve en abondance à cette époque des sarco-lytes indiquant une sorte de métamorphose, un début d'épito-que comparable à celle qui a été signalée chez les Néréidiens, mais ici à peine ébauchée.

J'ai fait la même constatation à un plus haut degré encore chez la *Serpula infundibulum* et chez le *Spirographis Spallanzanii*.

B. — SANG VASCULAIRE

L'appareil circulatoire du *Branchiomma* a été étudié par BRUNOTTE et répond au type classique décrit par JAQUET chez le Spirographe. BRUNOTTE ne dit rien du sang.

Le sang du *Branchiomma* est vert comme celui de tous les Serpuliens. Il est coloré par la chlorocruorine. Je renvoie à la troisième partie pour les observations relatives à ce pigment.

IX. — *Dodecaceria concharum* Oerst.

Il faut classer parmi les formes possédant des éléocytes ce petit Cirratulien si bien étudié par MM. CAULLERY et MESNIL (1898) chez lequel ces auteurs ont découvert l'existence imprévue d'une vraie épitoque. C'est le premier exemple d'une

telle transformation constatée dans l'ancien groupe des Annélides Sédentaires.

La DODECACERIA CONCHARUM possède à coup sûr des leucocytes entrant dans la catégorie des éléocytes. MM. CAULLERY et MESNIL ont décrit en effet dans la lymphe des différentes formes mais surtout chez la forme épitoque nageuse, de grandes cellules chargées de réserves graisseuses et de grains éosinophiles que les auteurs ont rapprochés des granulations α découvertes par EHRLICH chez les Vertébrés. Ces cellules avant d'être chargées de réserves sont pourvues de propriétés phagocytaires. Les auteurs ont constaté de même qu'il s'y dépose des grains d'un pigment brunâtre, concrétionné, insoluble, qu'ils ont rapproché de celui du corps cardiaque.

Ces grands leucocytes sont, dans certains cas, tellement nombreux qu'ils compriment l'intestin et distendent véritablement la paroi du corps de l'animal, comme c'est le cas dans la forme épitoque nageuse B. Il s'agit là d'un fait comparable à celui que nous avons observé chez les Néréidiens où le coelome arrive à être complètement bourré par les leucocytes à réserves.

Il est évident que les cellules décrites par MM. CAULLERY et MESNIL (1898) répondent à la définition que nous avons donnée des éléocytes. Elles en ont tous les caractères et leur étude a été faite par les auteurs d'une façon si complète qu'il est inutile de la reprendre et que je ne puis que renvoyer à leur remarquable travail. Je tiens à noter simplement qu'ils ont observé l'accumulation progressive des réserves et leur disparition après l'édification des produits génitaux.

SANG VASCULAIRE.

MM. CAULLERY et MESNIL ont décrit chez la *Dodecaceria* un appareil circulatoire clos qui serait dépourvu de globules. Sur

ce seul point, je ne suis pas entièrement d'accord avec les auteurs. J'ai trouvé en effet dans le sang vasculaire de petites cellules ayant les caractères de lymphocytes pourvus, comme toujours d'un noyau vivement colorable et d'un cytoplasme qui l'est très peu en comparaison du plasma hémoglobique toujours vivement teinté par l'éosine. Quelques-uns présentent un noyau irrégulier en fer à cheval. D'autres de plus grande taille (8 à 10 μ) ont dans leur cytoplasme des grains d'excrétion comparables à ceux du corps cardiaque (pl. V, fig. 5).

Dodecaceria possède un appareil circulatoire à sang rouge bien décrit par MM. CAULLERY et MESNIL. L'intestin, sauf dans la région œsophagienne, est entouré par un sinus sanguin et le vaisseau dorsal contient un corps cardiaque sur lequel nous reviendrons au cours de la deuxième partie de ce travail.

J'achèverai ici sans conclure l'exposé de mes observations sur les Polychètes pourvus d'une lymphe à éléocytes, me réservant d'exposer plus loin les résultats généraux qui se dégagent de mon étude.

CHAPITRE III

POLYCHÈTES POURVUS D'UN APPAREIL CIRCULATOIRE A SANG COLORÉ ET D'UNE LYPHÉ A LEUCOCYTES

Nous ferons entrer dans ce troisième groupe les Polychètes fort nombreux qui possèdent un appareil circulatoire à sang coloré, mais dans la lymphe périviscérale desquels on ne rencontre ni éléocytes ni hématies. Ce type d'organisation est de beaucoup le plus répandu. Cependant, nous ne prendrons qu'un nombre assez limité d'exemples, d'abord pour ne pas allonger démesurément notre exposé et ensuite parce que la lymphe, chez beaucoup de représentants de ce groupe, est pauvre en cellules et offre, par conséquent, un intérêt moindre pour l'histologiste.

Nous prendrons comme premier type de notre étude l'Arénicole.

I. — *Arenicola marina* L. et *Arenicola Grubii*. Clpd.

Parmi les Polychètes, l'Arénicole est un des types les plus communs et les plus étudiés. Son anatomie est aujourd'hui très bien connue. Par contre, le liquide coelomique et le sang, quoique ayant fait l'objet de quelques travaux importants, le sont beaucoup moins. La plupart des auteurs qui ont étudié l'anatomie des Téléthusiens ne consacrent en effet que quelques mots, lorsqu'ils en parlent, au sang, au liquide coelomique et à leurs éléments.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

KRUKENBERG (1882) a fait quelques expériences physiologiques sur la lymphe et conclut qu'il sagit d'un mélange d'eau de mer et de globulines parmi lesquelles la paraglobuline.

GAMBLE ET ASHWORTH (1898) décrivent dans le coelome des cellules de deux catégories principales : la première de 8 à 10 μ , amiboïde, contenant ordinairement des grains jaunes ou bruns très réfringents et une deuxième espèce en forme de fuseau mesurant 50 μ de long, plus abondante et ne contenant pas de granules colorés.

FAUVEL (1899) signale dans la lymphe des amibocytes à pseudopodes, des éléments arrondis et fusiformes identiques dans toutes les espèces.

GAMBLE ET ASHWORTH (1900) répètent leurs constatations antérieures. Les cellules fusiformes leur ont paru moins abondantes chez l'*Arenicola cristata* et plus abondantes chez l'*Arenicola Grubii*.

Recherches personnelles.

Les constatations de GAMBLE ET ASHWORTH (1898 et 1900) sont exactes en ce qui concerne les éléments du coelome, mais appellent certaines observations.

Leucocytes hyalins : J'ai toujours constaté en effet, dans les échantillons d'*Arenicola marina* et d'*Arenicola Grubii* que j'ai examinés, l'existence dans la lymphe d'un assez grand nombre de cellules répondant aux deux types que décrit cet auteur. J'ai vu en plus de petites cellules ayant les caractères de lymphocytes munies d'un gros noyau et d'une mince écorce de cytoplasme.

Les leucocytes hyalins de 8 à 10 μ sont les plus répan-

dus. Ils possèdent un noyau arrondi mais souvent ovoïde ou en forme de croissant. La chromatine est en grains fins disposés souvent au contact d'une fine membrane nucléaire. Ces leucocytes émettent des pseudopodes en général très fins. Le cytoplasme est hyalin et fortement colorable (pl. III, fig. 36 à 38 et 47). Ces cellules en dehors de leur pouvoir amiboïde sont douées d'un pouvoir phagocytaire très intense et c'est ce qui explique la présence des grains bruns signalés par GAMBLE ET ASHWORTH (1898) qu'on y trouve fréquemment.

Il ne faudrait pas croire en effet qu'il s'agit là de granulations spécifiques. Les grains bruns réfringents qu'on y observe sont pour moi des concrétions provenant de la destruction des cellules du chloragogue qu'on a l'habitude de désigner par le terme vicieux de chloragogènes. Ces grains libérés par la destruction de ces cellules sont phagocytés par les leucocytes hyalins qu'on trouve en grand nombre dans la lymphe.

Les leucocytes hyalins peuvent se charger de gouttelettes grasses, comme j'ai observé fréquemment le fait aux approches de la maturité sexuelle. On voit apparaître alors de fines gouttelettes qui finissent par confluer pour constituer alors une goutte volumineuse qui remplit la cellule dont le cytoplasme est réduit à une mince écorce (pl. III, fig. 48). Ces leucocytes n'ont pas le caractère d'éléocytes vrais, mais ils s'en rapprochent cependant par leur surcharge grasseuse ou plutôt ils en jouent le rôle et leurs réserves sont sans nul doute utilisées dans le même but.

A côté de ces deux premières variétés : lymphocytes et grands leucocytes hyalins, on rencontre souvent une troisième variété de leucocytes fusiformes très comparables à ceux que j'ai décrits chez certains Térébelliens comme l'*Amphitrite Edwardsii*, la *Lanice conchilega* et quelques autres où les leucocytes prennent une forme très allongée presque filiforme. Les

leucocytes des Téléthusiens sont très comparables. Ils peuvent atteindre une longueur de 40 μ . et même davantage avec une largeur de 2 μ . à peine, le point le plus large étant celui qui est occupé par le noyau (pl. III, fig. 47).

Leucocytes granuleux : Les leucocytes granuleux n'avaient point été signalés chez l'Arénicole. Or j'ai observé chez cette espèce des granulocytes qui n'ont rien de commun avec les leucocytes à grains bruns qui sont, comme nous venons de le voir, des leucocytes ayant phagocyté des chloragosomes.

Ces granulocytes sont rares, ce qui explique sans doute qu'ils aient échappé à GAMBLE et ASHWORTH. Ils présentent des grains acidophiles de petite taille. Par leur morphologie, ils rappellent absolument les leucocytes hyalins, mais leur cytoplasme est criblé de grains oxyphiles très fins. Ces grains se colorent par l'éosine et par différentes couleurs acides, mais j'ai constaté qu'ils sont aussi fortement sidérophiles, plus fortement même que la chromatine nucléaire. Un caractère de ces leucocytes est en effet la faible chromaticité de leur noyau, comme si la chromatine nucléaire était utilisée pour la sécrétion de la substance oxyphile.

Tels sont les principaux types de leucocytes que j'ai pu observer dans le cœlome des Téléthusiens.

Le liquide cœlomique de l'Arénicole est difficile à obtenir non teinté de sang hémoglobique. Recueilli dans un tube il donne déjà au bout de quelques secondes un précipité. Ce précipité se transforme bientôt en un caillot très rétractile qui, au bout d'une heure, se trouve fortement réduit.

Au microscope, on constate qu'il s'est formé un délicat réseau de fibrine incolore réunissant les globules et on observe dans le caillot la présence de leucocytes hyalins fort nombreux et de leucocytes à grains jaunâtres. J'ai pu colorer cette fibrine par la méthode de WEIGERT, mais je n'ai rien vu aussi bien sur

le frais que sur les frottis fixés qui ressemblât à des thrombocytes ou aux plaquettes décrites par BETANCES (1920-1921) dans le sang de l'*Astacus fluviatilis*.

B. — SANG VASCULAIRE.

L'appareil circulatoire des Arénicoles est très complexe et fort bien connu depuis les descriptions détaillées fournies par MILNE-EDWARDS (1837), COSMOVICI (1882), JAQUET (1886) VOGT et YUNG (1888), WIREN, complétées par GAMBLE et ASHWORTH (1898) et FAUVEL (1899).

MILNE-EDWARDS, COSMOVICI, GAMBLE et ASHWORTH l'ont décrit chez l'*Arenicola marina*, JAQUET chez l'*Arenicola Claparedii*, FAUVEL (1899) chez *Arenicola ecaudata*, GAMBLE et ASHWORTH (1900) chez *Arenicola Grubii etcristata*. GAMBLE et ASHWORTH surtout ont fourni une description détaillée accompagnée de belles planches, rectifiant les données des auteurs précédents. Je renvoie à leur mémoire pour la description de cet appareil circulatoire perfectionné qui comporte deux cœurs qui ne sont point, comme on le croyait autrefois, en communication directe avec le vaisseau dorsal. Ils sont en relation de chaque côté avec le riche plexus sanguin qui irrigue l'estomac et d'autre part avec le vaisseau ventral.

Le sang de l'*Arenicole* est rouge, et RAY LANKESTER a montré par la spectroscopie et l'épreuve à la teinture de gaïac qu'il est teinté par l'hémoglobine en solution dans le plasma.

Recherches personnelles.

KRUKENBERG (1882) est arrivé à la suite de quelques expériences à la conclusion que ce sang vasculaire ne contient pas d'albumine coagulable ; mais ces résultats sont discutables,

du fait qu'il n'a utilisé que des animaux en mauvais état physiologique. J'ai cependant pu vérifier que ce fait est exact. Le sang vasculaire ne se coagule pas spontanément.

Quoiqu'il soit fort difficile de recueillir le sang à l'état de pureté sans mélange de lymphé périsvscérale, j'ai obtenu avec le sang pur recueilli à l'aide de pipettes fines un précipité très net par l'alcool et par les différents fixateurs histologiques. Ce précipité floconneux brun rouge m'a donné des cristaux d'hémine par la réaction de TEICHMANN.

L'hémoglobine du sang de l'Arénicole a fait l'objet des recherches de M^{lle} PEYREGA (1912) et de M. VLÈS (1919). Les résultats en seront indiqués au cours de la troisième partie.

Les faits les plus précis apportés jusqu'ici sur les cellules du sang circulant ont été fournis par GAMBLE et ASHWORTH (1900) qui ont signalé la présence de petites cellules nucléées de 5 à 10 μ . J'ai repris l'étude de ces cellules. Chez l'*Arenicola marina*, j'ai trouvé dans le sang vasculaire de petites cellules relativement nombreuses (pl. III, fig. 34).

Les unes, assez rares, sont arrondies avec un noyau sphérique et une mince écorce de cytoplasme. Elles ont le caractère de lymphocytes. Mais le plus grand nombre des cellules du sang vasculaire ont une forme ovoïde. Le cytoplasme est peu abondant, clair, complètement dépourvu de granulations et très peu colorable, beaucoup moins que le plasma hémoglobique qui se colore vivement par l'éosine.

Le cytoplasme de ces cellules est difficile à bien fixer. Il a fort peu d'affinités pour les colorants plasmatiques. Aussi est-il souvent à peine visible. Quelquefois même, il ne l'est point du tout, au point qu'on a l'impression d'avoir des noyaux nus. Les noyaux de ces hémocytes sont ovoïdes et allongés comme le contour cellulaire. Leur chromatine est très fortement colorable et se présente le plus souvent en grains.

Ces hémocytes, quoique plus nombreux que dans d'autres espèces, sont relativement rares. Il n'y en a guère que 10 à 20 par millimètre cube. Généralement isolés, on les trouve quelquefois réunis par groupes de 2, 4 ou un plus grand nombre (pl. III, fig. 34).

Ces cellules ont des dimensions assez constantes de $4\ \mu$ sur 10. A côté de ces petites cellules ovoïdes, j'en ai observé de plus volumineuses, généralement arrondies dont le noyau est plus clair. Ce noyau est sphéroïdal ou en croissant, quelquefois même en bissac. Il se montre moins colorable que dans les autres formes. Le cytoplasme est clair, hyalin, dépourvu de granulations, plus abondant que dans la première forme.

Ces cellules sont souvent groupées par deux ou agglutinées avec les cellules ovoïdes plus petites. Elles sont capables de mouvements amiboïdes et ont tous les caractères des leucocytes hyalins de la lymphe périsvécérale.

La question de l'origine, de la nature et de la multiplication de ces hémocytes sera traitée à la partie générale.

II. — Maldaniens : *Clymene lumbricoïdes* Aud et Edw.

Les Maldaniens de SAVIGNY ou Clyméniens de QUATREFAGES forment une famille assez voisine des Arénicoliens, mais encore assez mal connue au point de vue de l'histologie et de la structure interne.

CLAPARÈDE (1864) décrit les ceintures vasculaires spéciales des Clyméniens, mais ne dit rien du liquide coelomique.

COSMOVICI (1880), dans son travail sur les glandes génitales et les organes segmentaires des Annélides Polychètes, donne quelques indications sur le système circulatoire de *Clymenia zostericola* ou d'une espèce voisine mais ne s'occupe pas des éléments de la lymphe.

DE St-JOSEPH (1894) passe en revue plusieurs genres de cette famille, mais ne dit rien de la lymphe, ni même de l'appareil circulatoire.

Le seul travail histologique important consacré aux Maldaniens est celui d'ORLANDI (1898) où cet auteur étudie avec quelque détail une seule espèce *Clymene palermitana*, GRUBE. Il décrit en particulier avec soin l'appareil circulatoire mais ne parle pas des éléments de la lymphe et du sang. Il en est de même d'ARWIDSSON (1906) dans son importante revision des Clyméniens.

Recherches personnelles.

Parmi les Maldaniens, j'ai étudié trois espèces : *Clymene lumbricoïdes*; AUD et EDW, *Petaloproctus spatulatus* QFG et JOHNSTONIA sp.

La *Clymene lumbricoïdes* est une belle espèce trouvée par AUDOUIN et EDWARDS sur les côtes de Bretagne, de QUATREFAGES l'a retrouvée à Saint-Vaast et de St-JOSEPH en plusieurs localités des côtes bretonnes. Je l'ai moi-même rencontrée dans les prairies de Zostères de l'île Tatihou où elle vit dans un tube formé de coquilles agglutinées.

A. — LYPHE PÉRIVISCÉRALE.

Dans la lymphe périviscérale, j'ai constaté l'existence d'un grand nombre de leucocytes hyalins appartenant à tous les types. Ce sont les leucocytes fusiformes qui dominent. On rencontre tout d'abord de petits leucocytes arrondis ayant tous les caractères de lymphocytes : gros noyau sphérique avec mince écorce de cytoplasme fortement colorable.

A côté de ces petits lymphocytes on trouve des leucocytes plus volumineux qui n'en diffèrent que par un cytoplasme plus abondant. Les uns possèdent un contour arrondi, les autres

présentent au contraire une forme allongée en fuseau. C'est le type que nous avons nommé leucocyte fusiforme (pl. II, fig. 14).

J'ai pu observer dans cette espèce tous les stades entre le fuseau allongé et le leucocyte arrondi. Il ne sagit donc pas, à proprement parler, de types distincts, mais de pseudopodes poussés dans deux directions opposées sous l'influence des conditions physiques qui règnent dans le liquide cavitaire (pl. VI, fig. 1 à 6).

Ces leucocytes, en dehors de la faculté d'émettre des pseudopodes, possèdent un pouvoir phagocytaire fort développé. Il est rare que le cytoplasme ne contienne pas des grains bruns ou brun vert plus ou moins nombreux. Il s'agit de grains d'excrétion phagocytés (pl. II, fig. 14).

Chez la *Clymene lumbricoïdes*, je n'ai point observé de leucocytes granuleux, ce qui ne veut pas dire qu'on ne puisse en trouver dans cette espèce, mais j'ai, par contre, rencontré de curieuses cellules qui ressemblent beaucoup à des hématies.

Ce sont des cellules arrondies et discoïdes assez rares présentant une coloration d'un jaune sale. La plupart de ces cellules contiennent en effet un semis de granulation d'un brun noir qui, lorsqu'elles sont assez volumineuses, sont arrondies. Elles sont particulièrement abondantes dans certains éléments. Ces cellules ne présentent ni mouvements amiboïdes ni pseudopodes et paraissent entourées d'une fine membrane. Une goutte d'eau distillée ajoutée à la lymphe décolore brutalement ces cellules qui deviennent à peine visibles.

Quoique ayant obtenu des cristaux d'hémine avec la lymphe de la *Clymene lumbricoïdes*, je ne puis affirmer s'il s'agit bien bien là d'hématies, car je n'ai pu retrouver ces cellules sur les coupes, et sur les frottis elles semblent dépourvues de membrane et de noyau et de plus il faut tenir compte du fait que le coelome

des Maldaniens est riche en petits vaisseaux dont l'hémoglobine peut suffire à donner la réaction de TEICHMAN.

Chez le *Petaloproctus spatulatus* et chez la *Johnstonia* j'ai observé plusieurs types de leucocytes parmi lesquels dominent les grands leucocytes fusiformes à pouvoir phagocytaire très marqué.

Chez *Johnstonia* ces leucocytes sont relativement peu abondants. Ce sont des leucocytes hyalins assez volumineux dont certains contiennent des granulations arrondies d'un brun vert et des concrétions en tout semblables à celles qu'on trouve dans les cellules chloragogènes. On trouve ces leucocytes fréquemment rassemblés autour des néphridies auxquelles ils semblent, poussés par une sorte de tactisme, venir apporter les grains d'excrétion qu'ils renferment. Les néphridies sont entourées de cellules bourrées de granulations présentant une teinte brune assez foncée qui les fait tout de suite reconnaître sur les coupes (pl. II, fig. 13, 22, 24 et 25).

B. — SANG VASCULAIRE.

De QUATREFAGES (1865) déclare que le système vasculaire semble être bien développé chez la plupart des Clyméniens.

Il serait formé d'un tronc dorsal et d'un tronc ventral d'où partent des branches dont il n'a pu suivre la distribution.

Les Ancistries dépourvues d'appareil circulatoire qu'il range dans cette famille sont, comme nous le verrons, des Capitelliens.

CLAPARÈDE note seulement que la plupart des Clyméniens montrent un certain nombre d'anneaux d'un rouge vif dont le rôle physiologique est respiratoire. Ce sont pour lui de véritables ceintures caractérisées par un amincissement de la cuticule et un réseau sanguin d'une remarquable richesse dans lequel les vaisseaux transverses dominent.

ORLANDI (1898), au cours de son travail sur les Maldaniens du golfe de Naples, décrit le système circulatoire de la *Clymene palermitana*, GRUBE, comme simple, à la façon de celui de tous les Annélides qui n'ont pas d'organes spéciaux pour la respiration et où la différence des divers segments est minime. Je ne m'étendrai pas sur cette description.

Recherches personnelles.

J'ai pour ma part fait quelques observations relatives à l'appareil circulatoire de la *Johnstonia* sp. J'ai constaté dans ce genre l'existence d'un appareil circulatoire à sang rouge formé d'un vaisseau dorsal et d'un vaisseau ventral bien développé. Le vaisseau ventral est plus volumineux que le dorsal. Ces deux vaisseaux sont réunis d'une part à l'intestin et d'autre part à la paroi antérieure et postérieure du corps par un mésentère. Le mésentère dorsal contient un petit vaisseau supplémentaire.

Il existe un riche réseau capillaire entre les muscles et l'épiderme dont le rôle est évidemment respiratoire. On trouve de même un plexus vasculaire très développé autour de l'intestin, si développé même par endroits qu'il peut donner l'illusion d'un sinus intestinal continu.

Un fait assez remarquable dans le genre *Johnstonia*, c'est que presque toutes les cellules qui tapissent le coelome, tout en gardant leur caractère de cellules endothéliales aplaties contiennent des chloragosomes. Il en est ainsi aussi bien au contact des muscles qu'autour des vaisseaux et de l'intestin. Mais ceux-ci sont particulièrement nombreux et se trouvent dans des cellules bien différenciées et prenant le caractère prismatique autour du vaisseau ventral et particulièrement sur l'endothélium qui recouvre ce vaisseau dans l'angle rentrant délimité par le vaisseau ventral et le mésentère qui unit ce vaisseau à

l'intestin. Ces cellules n'ont pas l'aspect en massue qu'on trouve chez l'Arénicole. Elles sont plutôt cubiques ou prismatiques.

Les grains d'excrétion se retrouvent dans beaucoup de tissus et jusque dans l'épiderme qu'ils pigmentent.

J'ai constaté dans le sang de la *Johnstonia* des cellules relativement nombreuses ayant les caractères de lymphocytes avec toujours un noyau vivement colorable.

III. — Chlorémiens : *Siphonostoma diplochaitos*, Otto. — *Chlorhœma Dujardini*, Qfg. — *Stylarioïdes monilifer*, D.-Ch.

Le nom de Chlorémiens a été donné par QUATREFAGES à ces Annélides pour souligner leur caractère le plus frappant qui est la coloration verte du sang.

Le mémoire d'OTTO (1821) consacré au *Siphonostome* et les travaux de JOURDAN (1887) représentent les principales études anatomiques sur ces animaux. Nous aurons l'occasion de faire allusion à ces recherches à propos du corps cardiaque particulièrement intéressant de cette famille.

J'ai eu l'occasion d'avoir entre les mains plusieurs échantillons de *Siphonostoma diplochaitos* et de *Stylarioïdes monilifer* à Cette, et à Wimereux j'ai pu avoir *Chlorhœma Dujardini* qui y est assez commun.

Nous retrouverons dans cette famille des caractères comparables à ceux des familles que nous venons d'étudier, l'existence de leucocytes proprement dits dans la lymphe périviscérale et la présence d'un appareil circulatoire contenant un sang vert et un corps cardiaque que nous étudierons dans la deuxième partie de ce travail.

L'histologie du *Siphonostoma diplochaitos* a été faite par JOURDAN (1887), mais cet auteur ne s'occupe ni des éléments de la lymphe ni du sang.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

Recherches personnelles.

A la belle saison, on est souvent gêné chez les Chlorémiens par l'abondance des produits génitaux. Chez les mâles, tous les replis du coelome sont remplis par les spermatozoïdes. Le coelome en est envahi et leur abondance est si grande que le tube digestif lui-même se trouve comprimé.

Le liquide coelomique de *Siphonostoma diplochaitos* est rouge ou vert suivant les points et suivant l'animal.

Nous verrons plus loin que ces deux teintes sont dues à un phénomène de dichroïsme de la chlorocruorine qui se trouve ici comme chez le Spirographe en dissolution dans la lymphe comme dans le plasma vasculaire.

Au milieu de la foule des œufs ou des spermatozoïdes, il est difficile de distinguer les éléments de la lymphe.

Chez le *Stylarioides stylifer*, D.-CH., superbe Chlorémien assez fréquent dans l'étang de Thau, j'ai trouvé des lymphocytes et des leucocytes plus grands donnant de fins pseudopodes filiformes. Quelquefois ces leucocytes prennent l'aspect de fuseaux allongés (pl. IV, fig. 10).

B. — SANG VASCULAIRE.

L'appareil circulatoire des Chlorémiens a été décrit par JOURDAN (1887). Il est remarquable par la présence dans le vaisseau dorsal d'un organe déjà signalé par OTTO (1821), mais que JOURDAN a particulièrement étudié, le corps cardiaque.

Chez le *Chlorhæma diplochaitos* j'ai constaté l'existence d'un sinus sanguin péri-intestinal séparé de l'intestin seulement par

une mince basale et de même séparé de l'épithélium coelomique par une enveloppe très mince.

Le plasma sanguin donne un coagulum dense sous l'influence des liquides fixateurs. Ce coagulum contenant la chlorocruorine est très vivement colorable par l'éosine à la façon de l'hémoglobine.

Dans ce sang vasculaire on trouve de rares cellules ayant les caractères de petits lymphocytes et se montrant le plus souvent au contact de la paroi vasculaire. Ils doivent être considérés comme des hémocytes très pauvrement répandus.

IV. — Euniciens : *Eunice Harassii*, Aud et Edw. — *Marphysa sanguinea*, Aud et Edw. — *Lumbriconereis Nardonis*. Gr. —
Lumbriconereis coccinea. Gr

L'appareil vasculaire est particulièrement développé chez ces Annélides et la richesse des muscles en capillaires leur donne l'apparence de la chair des vertébrés, ainsi que l'a souligné QUATREFAGES (1865).

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

Chez l'*Eunice Harassii* j'ai trouvé une lymphe incolore lorsqu'elle est bien privée de sang vasculaire. Ce liquide est pauvre en albumine et en dehors des éléments génitaux et des débris de fibres musculaires on trouve peu d'éléments. Ceux-ci se limitent à des leucocytes hyalins peu nombreux.

Il en est de même chez la *Marphysa sanguinea* que j'ai observée à Cette et à Wimereux et où on ne trouve le plus souvent dans la lymphe qu'une grande abondance de produits génitaux, mais où les leucocytes sont si rares qu'il est souvent difficile de les découvrir et de s'assurer qu'il s'agit bien d'un leucocyte et non par exemple d'un spermatocyte.

Je n'ai pas observé de leucocytes granuleux dans cette espèce. Chez *Lumbriconereis Nardonis* et *coccinea* qui font partie d'une sous-famille d'Euniciens ou d'une famille indépendante suivant les auteurs, je puis répéter à peu de chose près les observations précédentes. On est ici aussi gêné par l'abondance des éléments sexuels et les leucocytes sont fort rares.

Je n'ai observé que des leucocytes hyalins dont le noyau est parfois déprimé et irrégulier (pl. VI, fig. 9). A côté de ces formes, j'ai pu trouver quelques lymphocytes, mais je n'ai pas rencontré de granulocytes.

Chez les *Lumbriconereis* j'ai constaté l'existence de petits vaisseaux assez nombreux dans le coelome et présentant ce caractère particulier d'être monoliformes. Il ne m'a pas paru cependant que ce caractère soit comme chez les Néréidiens en relation avec l'existence de valvules.

Ces petits vaisseaux sont recouverts de cellules allongées possédant un beau noyau clair, qui leur forment une véritable gaine. Ces cellules sont pourvues d'un cytoplasme fortement granuleux. Ces granulations d'abord très fines et basophiles deviennent ensuite acidophiles. Ces cellules se chargent de sphérules graisseuses et jouent un rôle de cellules vitellines comparable à celui des éléocytes dans les autres familles. Elles entourent les œufs en voie de développement et remplissent indiscutablement le rôle de cellules nourricières dans le coelome étroit des Lumbriconéréidiens où un petit nombre d'œufs sont seuls capables de se développer côte à côte sur une même section. Ces cellules développées autour de vaisseaux très fins entourent elles-mêmes les œufs.

B. — SANG VASCULAIRE.

C'est chez un Eunicien le *Staurocéphale* que CLAPARÈDE (1868) a fait une des premières observations relatives aux cellules du sang circulant. BLOMFELD et BOURNE (1881) ont signalé de semblables cellules dans le genre EUNICE.

J'ai constaté que le système circulatoire est formé d'un vaisseau dorsal et d'un vaisseau ventral relativement étroits. Le premier est situé dans un mésentère.

Ces vaisseaux ont une paroi épaisse et leur endothélium est tourné vers la cavité coelomique. Autour de l'intestin existe un riche plexus vasculaire à mailles serrées.

Le sang vasculaire qui est coloré en rouge par l'hémoglobine m'a fourni des cristaux de TEICHMANN typiques.

J'ai constaté dans le sang l'existence d'hémocytes relativement nombreux ayant toujours l'aspect de microlymphocytes.

V. — Amphicténiens : *Pectinaria auricoma*, O.F. Müller.

Le système circulatoire des Amphicténiens a été étudié par RATHKE (1842) qui décrit un vaisseau ventral et trois vaisseaux dorsaux dont un médian et deux latéraux, ce qui a été critiqué par CLAPARÈDE pour lequel le dorsal médian n'existe pas. Il a été étudié depuis par FAUVEL (1917).

Les Amphicténiens ont des branchies très particulières décrites par RATHKE, mais que CLAPARÈDE a figurées le premier. Elles sont formées d'un axe portant plusieurs feuillets membraneux. L'axe est formé de deux vaisseaux qui se réunissent à l'extrémité. Le vaisseau artériel fournit une branche à chaque feuillet qui en fait le tour pour venir se jeter dans la veine. L'aire qu'elle délimite est une membrane fort mince, traversée

par un réseau respiratoire fort riche. Ces branchies curieuses ont été, il y a longtemps, comparées par PALLAS (1766) à celles des Poissons ou mieux à celles des Crustacés. Elles ne ressemblent point à celles des autres Annélides.

Recherches personnelles.

En utilisant une solution de benzidine et d'eau oxygénée, j'ai obtenu une sorte d'injection du réseau vasculaire des feuillets branchiaux ainsi que des vaisseaux afférents et efférents. Elle m'a montré un véritable filet vasculaire à mailles étroites situé dans l'épaisseur des lames branchiales. Cette méthode a été préconisée par M. MARCEL PRENANT (1921)(1), comme procédé facile d'injection des réseaux vasculaires.

Le liquide coelomique de la *Pectinaria auricoma* est pauvre en éléments cellulaires. On y trouve surtout des œufs en voie d'accroissement, mais les leucocytes y sont fort rares.

Dans les vaisseaux, j'ai rencontré des cellules à caractères de lymphocytes, relativement nombreuses.

VI. — Cirratuliens : *Audouinia tentaculata*, Mont.

Chez les Cirratuliens le sang ne joue pas seulement un rôle respiratoire. Il contribue, comme l'a montré QUATREFAGES (1865) par son afflux à la turgescence des cirres si développés qui caractérisent ces animaux.

A. — LYPHÉ PÉRIVISCÉRALE.

Recherches personnelles.

La ponction du coelome chez l'*Audouinia tentaculata* ou *Cirratulus filiformis* donne un grand nombre d'éléments génitaux

mais on ne retrouve que peu ou point de leucocytes et nous n'avons rien ici de comparable aux cellules à réserves, qui sont de vrais éléocytes, décrites par MM. CAULLERY et MESNIL chez un curieux petit Cirratulien, la *Dodecaceria concharum* (1898).

Sur les coupes, on est frappé par la rareté des leucocytes et on constate que les glandes génitales forment ici de véritables glandes qui recouvrent les muscles longitudinaux ventraux. Les ovocytes ne s'en détachent qu'à un stade relativement avancé de leur développement.

Chez l'*Audouinia tentaculata*, j'ai constaté l'existence de nombreux sarcolytes qui sont peut-être la manifestation d'une histolyse prémonitoire à une ébauche d'épitoquie.

Comme on l'a vu, j'ai retrouvé ces corps en fuseaux dans un certain nombre de familles où l'on ne signale pas de trace de cette transformation, mais les travaux de MM. CAULLERY et MESNIL ont montré que l'épitoquie existait dans cette famille. C'était le premier exemple connu parmi les Sédentaires.

B. — SANG VASCULAIRE.

Le système circulatoire des Cirratuliens a été bien étudié par MEYER (1887) et je renvoie à cet auteur pour sa description.

J'ai moi-même pu constater l'existence d'un sinus sanguin péri-intestinal continu, fort développé par rapport au volume de l'intestin.

Dans les cirres j'ai observé deux vaisseaux remplis de sang rouge de volume inégal. Le cirre possède une sorte de segmentation qui marque les vaisseaux de plis qui les capitonnet sans cependant y déterminer de vraies valvules. Les deux vaisseaux se réunissent à la pointe du cirre et leur anastomose a la forme d'une ogive.

En ce qui concerne les éléments du sang vasculaire, CLAPA-

RÈDE (1868) y décrit de petits globules de couleur jaune comme le plasma.

PICTON (1898) reproduit la même observation au cours de son étude sur le corps cardiaque.

Le sang vasculaire d'un rouge vif s'écoule des vaisseaux de petit calibre comme un liquide jaunâtre où on ne distingue tout d'abord pas de globules. J'ai constaté de même, sur les coupes, la grande rareté de ceux-ci, contrairement à l'affirmation de CLAPARÈDE (1868).

Ces hémocytes se présentent sous la forme de lymphocytes de très petite taille n'ayant parfois que 3 ou 4 μ . Le cytoplasme est clair, mais se montre colorable à la façon du plasma, ce qui donne parfois l'impression de noyaux nus (pl. IV, fig. 2). Dans les vaisseaux, j'ai obtenu en abondance la formation de cristaux d'hémine, ce qui me permet d'affirmer l'existence de l'hémoglobine dans le sang vasculaire de l'*Andouinia tentaculata*.

CHAPITRE IV

POLYCHÈTES POURVUS D'UN APPAREIL CIRCULATOIRE DONT LE SANG EST INCOLORE

Nous ferons un quatrième groupe pour les Polychètes possédant un appareil circulatoire plus ou moins réduit contenant un sang dépourvu de tout albuminoïde coloré. Nous rangerons dans ce groupe les Phyllodociens, les Syllidiens, les Aphroditiens et les Chétoptériens.

I. — Phyllodociens : *Eulalia viridis*. Müller. — *Phyllodoce mucosa*, Örsted. — *Psammolyce arenosa*, Kinberg.

L'*Eulalia viridis* appartient à la famille des Phyllodociens créée par GRUBE (1850), mais dont les caractères ont été mieux précisés par EHLERS (1864) et par MALMGREN (1867).

Cette famille est curieuse par l'abondance et la variété des pigments colorant la peau ou les œufs, contrastant avec l'absence de pigment respiratoire dans l'appareil vasculaire. De ST-JOSEPH (1888) décrit ainsi la *Phyllodoce splendens* : Cet Annélide « a la tête d'un jaune brun, les appendices de la tête jaunes, les cirres d'un beau vert bordé de jaune et les segments du côté dorsal avec un fond jaune peu apparent recouvert d'un azur foncé métallique à reflets irisés superbes ; sous le ventre, ils sont brun foncé avec trois raies bleues longitudinales placées bout à bout ». De même, *Eulalia ornata*, de ST-JOSEPH, *Eteone picta*, de QUATREFAGES, sont remarquables par leurs belles

couleurs. Tout le monde connaît la couleur d'un vert brillant de l'*Eulalia viridis*. J'ai eu l'occasion de faire quelques observations sur ce dernier pigment nommé *phyllodocine* par MAC-MUNN (1889).

Dans la famille des Phyllodociens, non seulement le système circulatoire est réduit, mais il n'a aucune connexion avec le tégument, comme l'a montré M. GRAVIER (1896), si ce n'est au niveau des dissépiments où le vaisseau ventral adhère à l'épiderme. Ces Annélides n'ont aucun appareil respiratoire différencié. On est obligé d'admettre que l'hématose se fait directement à travers les téguments.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

M. GRAVIER (1896) a montré que la cavité générale des Phyllodociens est divisée en autant de compartiments que le métastomium comporte de segments par des cloisons musculaires ou dissépiments et on sait que certains Phyllodociens (*Phyllodoce laminosa*) peuvent avoir jusqu'à 800 segments.

Dans la partie antérieure du corps ces septa se réduisent. La cavité générale contient un liquide incolore dans lequel flottent de nombreux éléments figurés. « Ces cellules de forme mal définie contiennent des granulations variées et un noyau central ; le contour du noyau manque de netteté, sans doute parce que ces cellules sont constamment en voie de division. Le plasma est un liquide contenant en solution une certaine quantité d'albumine qui laisse un coagulum assez dense après l'action des réactifs fixateurs ». C'est tout ce que l'on sait sur la cytologie du liquide cavitaire des Phyllodociens.

Recherches personnelles. — Le liquide coelomique de l'*Eulalia viridis* est incolore, sauf lorsqu'il contient en abondance des œufs avancés en développement dont le vitellus est vivement

coloré en vert foncé. Ce liquide donne un coagulum assez dense après les fixateurs, plus dense que celui des espèces à sang coloré, ce qui semble indiquer une proportion d'albumine relativement plus grande.

Leucocytes hyalins. — De même qu'il semble plus riche en albumine, le liquide cavitair de l'*Eulalia viridis* est riche en éléments cellulaires. J'ai rencontré dans ce liquide des lymphocytes en même temps que des leucocytes hyalins qui se montrent particulièrement nombreux sur les coupes dans les prolongements du coelome au niveau des parapodes. Ces leucocytes dont le cytoplasme est clair, hyalin et relativement colorable ont un noyau dont la chromatine se présente en grains fins.

Les noyaux de ces leucocytes ont souvent une forme en bissac ou mieux en fer à cheval qui me paraît l'indice d'une amitose par clivage (pl. III, fig. 51 à 53).

Leucocytes granuleux. — Chez beaucoup d'individus on ne trouve que des leucocytes hyalins. Par contre, aux approches de la maturité sexuelle, j'ai trouvé dans le coelome des leucocytes plus volumineux, quelquefois arrondis qui sont des granulocytes.

/ Ces granulocytes présentent des granulations arrondies, sphéroïdales qui se montrent oxyphiles par tous les réactifs. Elles criblent le cytoplasme de la cellule (pl. II, fig. 28).

Le plus souvent, ces cellules ont une forme allongée et sont situées entre les œufs en voie de développement. Elles présentent des granulations qui tendent à devenir de plus en plus oxyphiles à mesure que croît leur volume. Lorsqu'elles atteignent 2 μ , leur oxyphilie est très prononcée. Elles prennent l'orange G dans les mélanges et ressemblent absolument par leurs caractères aux grains de vitellus des ovocytes en voie d'accroissement. Elles se montrent cependant moins sidérophiles que ceux-ci.

Ces cellules contiennent, en dehors des granulations oxyphiles dont la structure chimique est probablement voisine de celle du vitellus, des sphérules graisseuses. Elles sont donc à rapprocher des cellules semblables que nous avons observées chez les *Lombriconereis* et aussi des éléocytes.

Les granulocytes des Phyllodociens se distinguent nettement des jeunes ovocytes par l'absence de contour défini et par leur noyau où la chromatine se montre en grains fins et où on n'aperçoit pas le volumineux nucléole caractéristique des ovocytes dès le début de la période d'accroissement.

Ces cellules, souvent fusiformes, sont groupées en faisceaux autour des œufs.

Nous voyons ici un des exemples où apparaît avec le maximum de netteté le rôle de réserve joué par les granulations des leucocytes chez les Invertébrés.

Pigment vert. — L'épiderme de l'*Eulalia viridis* est coloré par des grains de pigment qui se présentent sous forme de minuscules granules arrondis. J'ai retrouvé ce pigment hors de l'épiderme, dans une situation assez curieuse dans la chaîne nerveuse où il forme une couche continue séparant la zone corticale formée de cellules nerveuses de la zone médullaire profonde.

Le pigment vert de la *Phyllodoce viridis* a été étudié par MAC-MUNN (1889) sous le nom de *phyllodocine*. Cet auteur a constaté qu'il donnait une solution alcoolique verte, une solution rouge brun dans le chloroforme, brune dans le sulfure de carbone. La solution alcoolique passe au brun vert par l'acide azotique et au vert par un excès de cet acide.

J'ai constaté, pour ma part et avant d'avoir eu connaissance des constatations de MAC-MUNN, que ce pigment soluble en vert dans l'alcool, ne tarde pas, au bout d'un jour ou deux de contact avec ce milieu à passer au brun rouge comme il fait directement dans le chloroforme.

MAC-MUNN avait constaté que la solution de *phyllodocine* absorbait l'extrémité violette du spectre. J'ai refait l'analyse spectrale sur la solution alcoolique passée au rouge grenat dans une cuve à face parallèle de 1 centimètre avec un spectroscopie à vision directe.

J'ai noté l'absence de bande d'absorption nette, mais j'ai vu par contre que le violet, l'indigo et une partie du bleu étaient absorbés. Le reste du bleu et tout le vert restent visibles.

Les propriétés physiques de la *phyllodocine* suffisent pour démontrer que ce pigment n'a aucune parenté avec la *chétop-térine*, pigment vert du Chétopère dont j'ai montré qu'il était une chlorophylle modifiée d'origine alimentaire. Il en sera du reste question au cours du présent chapitre.

B. — SANG VASCULAIRE.

L'appareil circulatoire des Phyllodociens est imparfaitement connu. Son étude est rendue, en effet, difficile par l'absence de coloration du sang. Il a été décrit d'abord par EHLERS (1864) comme une longue branche fermée contenant un sang incolore, sans corpuscules, dont il n'a pu reconnaître le cours.

C'est M. GRAVIER (1896) qui a établi nos connaissances à ce sujet. Il a montré que les Phyllodociens ont un appareil circulatoire très simple et d'une grande uniformité dans toute la famille. D'après cet auteur, il se réduit à deux vaisseaux, l'un dorsal, l'autre ventral réunis à la partie antérieure par une double anse céphalique. Le vaisseau ventral a un plus fort calibre que le dorsal et flotte entre les dissépinements dans la cavité générale. Les deux vaisseaux se réunissent à la partie antérieure autour de la trompe qu'ils embrassent.

En arrière, les vaisseaux dorsaux et ventraux viennent se terminer tous deux dans la région indifférenciée où se forment

les nouveaux segments immédiatement en avant du pygidium. Il est possible qu'en ce point ils se confondent avec la cavité générale.

M. GRAVIER déclare que le sang est incolore et ne contient aucun élément figuré. Il le considère comme un liquide albumineux, se mouvant d'arrière en avant dans le vaisseau ventral et en sens inverse dans le vaisseau dorsal, les parois des deux vaisseaux étant très contractiles.

Pour lui, on ne peut attribuer au sang un rôle respiratoire, car ce liquide n'est qu'« une portion du plasma du liquide de la cavité générale canalisée dans une ébauche d'appareil circulatoire ». Il considère le liquide coelomique comme servant à la fois à la respiration et à la nutrition.

On sait, en effet, qu'il n'existe point d'appareil respiratoire différencié chez les Phyllodoceiens. Le système circulatoire n'a aucune connexion avec le tégument sauf au niveau des dissépinements. L'hématose est donc indépendante de la circulation et absolument cutanée. Elle est probablement plus intense en certains points comme au niveau des champs ciliés recouverts par une mince cuticule qu'on trouve sur les deux faces antérieures et postérieures des mamelons sétigères.

Recherches personnelles.

Chez l'*Eulalia viridis*, j'ai constaté que le vaisseau dorsal est fort large, muni d'une paroi très mince de nature conjonctive. La lumière contient un faible coagulum très comparable à celui que donne le liquide coelomique, légèrement basophile et bien différent du coagulum dense et fortement éosinophile qu'on trouve dans les vaisseaux des Annélides à sang coloré et qui est dû à la présence de l'albuminoïde respiratoire.

Contrairement à EHLERS (1864) et à M. GRAVIER (1897), j'ai noté dans le sang vasculaire la présence d'hémocytes relativement volumineux, assez semblables aux amibocytes du coelome. On les rencontre spécialement dans le vaisseau ventral.

En arrière dans la région du pygidium, sur des coupes en série, le vaisseau dorsal est étroit, sa paroi est épaisse, celluleuse. Sa lumière devient de plus en plus réduite et finit par disparaître.

Le vaisseau ventral est plus étroit que le dorsal, mais sa paroi est beaucoup plus épaisse. Elle présente une sorte de cuticule ayant les mêmes réactions que la cuticule de l'épiderme en dedans et des fibres musculaires en dehors.

En arrière, le vaisseau ventral devient très étroit et se réduit à un amas de cellules situées entre les muscles longitudinaux dorsaux.

Il ne m'a pas paru qu'il y ait de communication directe entre le système circulatoire et le coelome. Cette communication n'est du moins histologiquement pas visible et, comme il est presque impossible de pratiquer des injections vasculaires, il est difficile d'affirmer si, oui ou non, il y a communication entre le sang vasculaire incolore et la lymphe, mais cette communication ne me semble pas prouvée.

Quoi qu'il en soit, il serait intéressant de savoir si le sang ou la lymphe périviscérale des Phyllodociens contient ou non un albuminoïde respiratoire incolore dont on a le droit de supposer l'existence.

Pour tenter de résoudre le problème, j'ai eu l'idée de me servir du réactif benzidine-eau oxygénée déjà utilisé par MADE-LUNG et quelques autres après lui pour l'étude des peroxydases. On sait, en effet, depuis longtemps que certains au moins des pigments respiratoires, l'hémoglobine par exemple, se compor-

tent comme des peroxydases et se montrent capables d'oxyder la benzidine en bleu en présence de l'eau oxygénée.

RAY-LANKESTER (1869) a montré, il y a longtemps, pour l'hémoglobine et la chlorocruorine de quelques Invertébrés qu'elles oxydaient la teinture de gaïac en présence de l'eau oxygénée. D'autres l'ont fait depuis par la phtaléine réduite et la benzidine et ce dernier réactif est même utilisé pour la recherche du sang en médecine légale.

M. MAREL PRENANT (1921) (1) a proposé d'employer cette propriété de l'hémoglobine d'oxyder la benzidine en bleu comme technique de coloration des fins réseaux capillaires impossibles à injecter.

Partant de l'hypothèse qu'il pouvait exister un albuminoïde incolore se comportant comme une peroxydase chez les Phyllocociens, j'ai expérimenté sur ces animaux en utilisant le réactif benzidine-eau oxygénée. Ce réactif m'a donné un résultat différent de celui que j'attendais.

Je pensais colorer l'appareil circulatoire et j'ai obtenu des colorations si complètes et si électives du système nerveux chez ces animaux, que j'ai cru devoir signaler le procédé (1922), considérant qu'il pouvait, à cause de la facilité de son emploi, rendre des services pour l'étude anatomique et embryologique du système nerveux de ces animaux.

Les colorations que j'ai obtenues m'ont permis de vérifier l'exactitude de la description donnée par M. GRAVIER (1897) pour les différentes portions du système nerveux des Phyllocociens. L'encéphale, très facile à distinguer ainsi sur de jeunes *Eulalia* ou *Phyllodoce* se montre formée d'un cerveau antérieur fort volumineux, d'un cerveau moyen bilobé et étroit qui se trouve situé entre les deux yeux. Le cerveau postérieur est fort développé.

Les détails nouveaux que cette méthode m'a permis d'ob-

server, c'est que les trois premiers ganglions de la chaîne nerveuse ventrale sont beaucoup plus volumineux, surtout le premier, que ceux des segments suivants. Ceci s'explique par le fait que le premier ganglion innerve les cirres tentaculaires.

J'ai vu de plus que les connectifs sont absolument libres, et s'écartent l'un de l'autre lorsque les anneaux se rapprochent par suite des contractions du corps. Le volume des nerfs pédieux est remarquable. Il est presque égal à celui des connectifs.

Même lorsque la trompe n'est pas évaginée, on voit très bien en suivant la technique que j'ai indiquée (1922) (15) les six nerfs stomato-gastriques, la couronne nerveuse et les nerfs des papilles de la trompe. La nature nerveuse de ces papilles se trouve confirmée.

Si on a eu soin d'éliminer les poussières et les particules diverses qui recouvrent l'animal, on constate une électivité à peu près parfaite de la coloration pour le tissu nerveux et les organes des sens et la coloration est intense et tranche parfaitement sur le corps presque incolore de l'animal. Les seules exceptions à la complète électivité du procédé pour le tissu nerveux sont : la coloration de la partie médullaire des soies qui se produit quelquefois et plus rarement celle de quelques cellules glandulaires muqueuses au niveau des cirres dorsaux.

Examinant à un grossissement assez fort, on constate que la méthode à la benzidine colore surtout les fibres nerveuses et le tissu névroglie. Les cellules nerveuses qui, dans les ganglions de la chaîne ventrale, forment une couche corticale, ne sont que faiblement colorées. La partie médullaire des ganglions présente, par contre, une teinte violette très foncée, alors que les connectifs et les nerfs sont franchement bleus.

A l'immersion, j'ai constaté que, dans les connectifs, les neurofibrilles elles-mêmes étaient colorées.

Comment s'expliquer cette coloration élective du système nerveux que j'ai observée aussi chez les Aphroditiens? Il est probable qu'elle doit être attribuée, non point à une oxydase spécifique, mais à l'hémoglobine imprégnant tout le tissu nerveux.

On sait en effet que chez l'*Aphrodite* la chaîne ventrale présente une teinte rouge que RAY-LANKESTER (1870) a montré être due à l'hémoglobine. Une telle coloration s'observe aussi sur la plupart des Aphroditiens d'assez grande taille. Il semble donc logique d'admettre que la réaction du bleu de benzidine est due à la présence de l'hémoglobine imprégnant tout le système nerveux jusqu'aux nerfs les plus fins.

On peut objecter toutefois que dans le système nerveux des Phyllodociens aucun pigment de ce genre n'a été signalé, au moins à ma connaissance. Nous [en sommes donc réduits à supposer l'existence d'un tel pigment sous une forme peu colorée et peu visible. Peut-être s'agit-il là de ces *protohémoglobines* dont l'existence a été admise hypothétiquement.

Cette hypothèse semble plus admissible que celle qui supposerait l'existence d'une peroxydase spécifique, distincte de l'hémoglobine. L'existence de ce pigment n'est pas niable chez les Aphroditiens et je l'ai retrouvé chez les Glycériens dans la chaîne nerveuse.

La présence de l'hémoglobine ou d'un corps très voisin et peu coloré dans le système nerveux d'êtres dont le sang vasculaire est dépourvu d'hémoglobine est curieuse à noter.

Je pense avoir le droit de conclure des observations ci-dessus : Il n'y a pas de pigment respiratoire chez les Phyllodociens ailleurs que dans le système nerveux, avec toutefois cette réserve qu'un albuminoïde respiratoire ne donne pas fatalement la réaction des peroxydases. C'est le cas de l'hémérythrine comme l'a indiqué M. MARCEL PRENANT, montrant que la

propriété peroxydasique d'un pigment respiratoire n'a rien à voir avec sa capacité de fixer l'oxygène, ce qui est aujourd'hui prouvé.

Il n'y a donc que des présomptions de l'absence d'un albuminoïde respiratoire dans le sang et dans la lymphe des Phyllodociens, mais ces présomptions sont appuyées par le fait que l'existence des albuminoïdes respiratoires incolores admises par GRIFFITHS (1892) est peu probable, GAUTRELET (1903) ayant montré que les *achroglobines* de cet auteur sont des hémocyanines peu colorées.

Dans le même but de rechercher un pigment respiratoire dans le sang et la lymphe de l'*Eulalia viridis*, j'ai étudié ces liquides par la réaction du bleu de Prusse. Cette dernière donne un résultat positif, mais la présence du fer est chose banale et ne prouve pas qu'il y ait dans les humeurs de cet Annélide un albuminoïde respiratoire contenant du fer, car on sait que le fer se trouve *masqué* dans la molécule d'hémoglobine où il n'est pas décelable microchimiquement.

Nous admettons donc que chez les Phyllodociens, il n'existe pas de pigment respiratoire dans la lymphe ni dans le sang vasculaire et que l'hémoglobine n'existe que dans le système nerveux sous une forme peu colorée.

II. — Aphroditiens : *Aphrodite aculeata*, L. *Sthenelais boa*, Johnston.

Les Aphroditiens, dont KINBERG voulait faire un ordre à part, forment un groupe très naturel. Un des caractères les plus frappants de ce groupe est la réduction de l'appareil circulatoire et l'absence de sang coloré marchant de pair avec l'absence de branchies et d'organes spéciaux dévolus à la res-

piration, sauf peut-être chez les Sigalioniens comme l'a montré CLAPARÈDE (1868).

Par suite de l'absence de branchies, la respiration est, comme chez les Phyllodociens, entièrement cutanée. Elle se fait à travers des téguments le plus souvent très amincis dans la région dorsale et l'hématose se trouve favorisée par un mécanisme très particulier observé par CLAPARÈDE (1868) chez les Hermiones qui assure une circulation d'eau très active.

L'observation est facile à refaire sur l'*Aphrodite aculeata*. On se rend compte de ce mécanisme en mettant dans le cristalliseur où sont contenus les animaux, soit du sable fin, soit de l'encre de Chine. On assiste alors au mouvement de l'eau de mer qui, pénétrant dans la région antérieure entre les pieds et les élytres passe sous celles-ci comme sous un véritable tunnel et ressort à la partie postérieure de l'animal, animée d'une assez grande vitesse par un orifice situé au-dessus de l'anus déterminé par le soulèvement des élytres postérieures. La force de propulsion est due à la contraction de la paroi dorsale du corps. Elle assure un renouvellement de l'eau destiné à assurer l'hématose et à compenser la réduction de l'appareil vasculaire privé de pigment respiratoire.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

La lymphe des Aphroditiens est mal connue. CLAPARÈDE (1868) signale des corpuscules dans la cavité viscérale chez la *Sthenelais fuliginosa*, mais ne dit rien du système circulatoire. Il croit d'ailleurs à l'anangie de la plupart des Aphroditiens.

M. CUÉNOT (1891) constate la rareté des amibocytes chez l'*Hermione*, leur absence chez l'*Aphrodite*.

DARBOUX (1900) dans son important travail sur les *Aphroditiens* décrit le liquide coelomique des Hermioniens, Polynoï-

niens, Sigalioniens comme incolore, pauvre en albumine et pourvu d'éléments figurés, généralement elliptiques ou arrondis, formant peu de pseudopodes. Il a constaté le pouvoir phagocytaire de ces globules.

Chez l'Aphrodite, DARBOUX a vu des corpuscules parfaitement arrondis contenant des gouttelettes réfringentes et capables d'englober le carmin. Il admet donc que les leucocytes des amas lymphatiques signalés par M. CUÉNOT peuvent se détacher.

Il s'ensuit que ces organes phagocytaires ne suppléent pas à l'absence des leucocytes. Il a suivi ces derniers jusque dans le système nerveux où RACOVITZA (1895) les a signalés le premier.

Recherches personnelles: Chez l'Aphrodite on est frappé d'emblée par la pauvreté en cellules du liquide coelomique où parfois on ne trouve rien, pas même des éléments génitaux. Les leucocytes sont très rares. Il arrive qu'on n'en rencontre pas même après centrifugation.

Le liquide coelomique de *Sthenelais boa*, JOHNSTON, montre des faits analogues. Très clair, il est également très pauvre en éléments. Mes résultats concordent, à ce point de vue, avec ceux de M. CUÉNOT.

J'ai cherché à doser la quantité d'albumine contenue dans la lymphe de l'Aphrodite. Elle est très faible et il m'est arrivé, à plusieurs reprises, de ne pas obtenir même un louche avec les réactifs précipitant les albuminoïdes. La chose est d'autant moins surprenante que le liquide coelomique de l'Aphrodite se trouve en communication facile avec le milieu extérieur par des pores très particuliers qui ont été bien décrits par SELENKA (1873).

Si on examine en effet le tégument très mince qui sépare la cavité coelomique de la cage thoracique, on lui voit une

teinte d'un gris bleuâtre et un aspect granuleux, chagriné. Cet aspect est dû à la présence de petites saillies fort nombreuses en forme de mamelons qui représentent des canaux de communication entre le coelome et le milieu extérieur. A ce point de vue, l'Aphrodite présente une disposition primitive, sa lymphe se trouvant en relation facile avec le milieu marin. Il y a là un état d'infériorité parallèle à celui que nous observons pour l'appareil circulatoire et qui explique peut-être, par la faiblesse et l'irrégularité de l'hématose, les mouvements lents et rares de l'animal.

B. — SANG VASCULAIRE.

La question du sang vasculaire de l'Aphrodite est si embrouillée qu'elle nécessite quelques considérations relatives à l'appareil circulatoire.

Les premiers observateurs comme REDI et PALLAS avaient signalé l'existence d'un appareil circulatoire chez l'Aphrodite. REDI, trompé sans doute par la teinte rouge de la chaîne nerveuse avait même décrit un cœur. Les observations de TREVIRANUS et de GRUBE confirmèrent la présence de cet appareil.

Malgré l'indication précise de ses prédécesseurs, CLAPARÈDE (1868) considéra l'ensemble des Aphroditiens comme dépourvus de vaisseaux. Il écrit : « On admet en général que le sang de ces Annélides est incolore ou faiblement rosé et que, par suite, le système vasculaire se soustrait facilement aux regards.

Mais ce n'est point admissible. Il existe d'autres familles à sang incolore : ainsi celle des Syllidiens, celle des Phyllodo-ciens, etc., mais chez tous ces vers, ou n'en réussit pas moins avec un peu d'attention à reconnaître au moins une partie du sang vasculaire. Chez les petits Aphroditiens très transparents, on voit battre isolément les cils de la cavité du corps, les

vaisseaux devraient être aussi faciles à reconnaître que chez les Syllidiens, et pourtant on n'en voit jamais la moindre trace. » CLAPARÈDE a bien retrouvé le vaisseau ventral et le vaisseau dorsal décrits par PALLAS et TREVIRANUS sous forme de tubes très étroits et très difficiles à voir, mais il nie leur nature vasculaire, confirmant la description de PALLAS, sans en adopter les conclusions.

Pour nier la nature vasculaire de ces tubes, il se base sur leur étroitesse qui en ferait un système bien rudimentaire et aussi sur l'absence de pulsations du prétendu vaisseau dorsal chez les individus vivants, sur l'épaisseur notable de la paroi et sur l'absence de branches latérales. La question lui semble cependant indécise et le cas de l'Aphrodite lui paraît une exception.

De QUATREFAGES (1868), la même année, écrivait avec plus de raison : « L'appareil circulatoire ne s'écarte pas du type normal, mais il est plus difficile à reconnaître que dans la plupart des autres groupes, parce que le sang est très pâle et, mieux, à peine rosé. »

SELENKA (1873) a tranché la question en réussissant la difficile injection du système circulatoire de l'Aphrodite. Il en a donné une bonne description accompagnée de belles planches. Un appareil circulatoire fut signalé ensuite par de nombreux auteurs sur des Aphroditiens variés. Enfin, JACQUET (1886) décrivit avec soin l'appareil circulatoire de l'*Hermione hystrix*.

Malgré ces recherches, certains traités classiques indiquent encore les Aphroditiens comme dépourvus de vaisseaux.

DARBOUX (1899) a retrouvé un système vasculaire net dans beaucoup de formes. Il distingue trois types :

1^o Celui de l'Aphrodite, relativement complexe, malgré la finesse des vaisseaux ;

2^o Celui de la *Polynoë vasculosa* formé d'un vaisseau dorsal,

d'un vaisseau ventral réunis dans chaque segment par une paire d'anses ;

3° Celui de l'*Hermione hystrix* formé d'un vaisseau dorsal et d'un vaisseau ventral, réunis par un anneau entourant la gaine pharyngienne, chacun de ces troncs émettant des ramifications latérales métamériques allant dans les paropodes. Ce serait le type le plus répandu.

En ce qui concerne le sang vasculaire des Aphroditiens, les opinions les plus diverses ont été émises. On a vu que CUVIER avait considéré l'Aphrodite comme pourvue d'un appareil circulatoire à sang rouge. Il fut sans doute trompé par la chaîne nerveuse.

De BLAINVILLE admit, au contraire, que le sang de l'Aphrodite est à peine coloré. GRUBE le considéra comme d'un rouge très pâle. MILNE-EDWARDS (1837), OWEN parlent d'une couleur jaune pâle, mais sans donner d'indications morphologiques. Pour SELENKA (1873), le sang est d'un jaune foncé par suite de la présence de corpuscules de teinte orangée qui s'y trouvent en suspension. HASWELL (1883) y aurait vu des globules incolores dans un cas. DARBOUX (1899) déclare le sang de l'Aphrodite incolore. Pas plus que CUÉNOT (1891) il n'a revu les globules signalés par HASWELL et par SELENKA.

Recherches personnelles :

J'ai repris la question du sang de l'Aphrodite dans laquelle l'incertitude est causée par l'étroitesse de l'appareil vasculaire. Par l'étude histologique des vaisseaux je crois avoir résolu le problème et compris les contradictions des auteurs.

Les vaisseaux de l'Aphrodite sont des conduits d'une grande finesse pour le volume de l'animal. Les plus gros troncs sont à peine visibles à l'œil nu.

La disposition décrite par SELENKA est très exacte mais, malgré des observations répétées, je n'ai pu apercevoir les contractions du vaisseau dorsal qui suit le bord sagittal de l'intestin et qui est le plus facile à voir.

Ce vaisseau possède une teinte qui varie du rose pâle à l'orangé rougeâtre plus ou moins foncé, suivant les individus. C'est cette teinte qui a trompé les observateurs et leur a fait croire que le sang était rose ou orangé, soit qu'ils aient admis que cette coloration était due au plasma, soit qu'ils l'aient attribuée à des corpuscules colorés flottant dans ce liquide à la façon de SELENKA.

Or le sang de l'Aphrodite est incolore. Il se montre pauvre en éléments cellulaires et ceux-ci ne sont point colorés. Tel est le résultat de mes observations sur le sang. Mais comment s'expliquer alors la coloration rose ou orangée des vaisseaux?

J'ai pu résoudre cette question en étudiant la paroi vasculaire par deux méthodes histologiques, celle de l'étalement sur lame et celle des coupes.

La première méthode m'a montré que la coloration des troncs vasculaires, même des branches les plus fines était due non à leur contenu, mais à leur paroi. Le vaisseau dorsal dont la paroi est relativement épaisse comporte dans sa texture une couche de cellules fusiformes située immédiatement au-dessous de l'épithélium péritonéal. Ces cellules fusiformes sont munies d'un noyau ovoïde. Le cytoplasme de ces cellules est chargé de grains arrondis d'un pigment présentant une teinte orangée fort brillante sur le frais (pl. II, fig. 23). La cellule a une forme si allongée que les grains sont le plus souvent disposés en file à l'intérieur de la cellule, rarement en amas. Ces grains paraissent avoir été entrevus par CLAPARÈDE.

Ce pigment rouge orangé a la même teinte et la même apparence que celui qui colore les œufs. Il est difficile de l'étu-

dier chimiquement à cause de sa faible quantité. Par ses réactions de solubilité, il se rapproche de la tétronérythrine. Soluble dans les réactifs, on ne le retrouve par sur les coupes.

Les coupes du vaisseau dorsal montrent une épaisseur relativement grande de la paroi vasculaire qui est reliée à l'intestin par un mésentère. A l'intérieur du vaisseau on trouve un coagulum peu abondant et on constate la présence de cellules ovales souvent pédonculées qui sont fixées à l'intima du vaisseau et sont des hémocytes. Ces globules sont incolores, relativement gros, le plus souvent fusiformes. Les globules vus par Huxwell et non retrouvés par ses successeurs existent donc bien réellement (pl. VI, fig. 7).

III. — *Lepidonotus squamatus*, L.

Parmi les Polychètes, j'ai eu l'occasion d'étudier le *Lepidonotus squamatus* L. qui se trouve en abondance à Wimereux.

Les éléments de la lymphe pérviscérale n'ont guère été étudiés, par contre le sang vasculaire a davantage attiré l'attention des auteurs.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

Recherches personnelles :

Chez le *Lepidonotus squamatus*, L. On trouve comme chez l'Aphrodite un liquide coelomique ne donnant qu'un précipité très faible avec les coagulants des albuminoïdes. Ce liquide est relativement pauvre en éléments cellulaires.

Dans cette lymphe on rencontre des leucocytes hyalins appartenant au type des lymphocytes. D'autres plus grands ont un cytoplasme plus abondant.

Au voisinage de la maturité sexuelle, j'ai noté que ces leucocytes se chargent de globules graisseux. Ils entourent les éléments génitaux et jouent évidemment le rôle de cellules vitellines.

La graisse se présente dans ces leucocytes en globules de dimensions variées qui sont colorables par le Soudan III.

Fréquemment, l'abondance des produits génitaux rend la recherche des leucocytes difficile dans la lymphé.

B. — SANG VASCULAIRE.

Malgré le travail de SELENKA (1873) sur l'Aphrodite, HUXLEY (1877) semble admettre l'opinion de CLAPARÈDE sur l'anangie des Aphroditiens et il considère le *Lepidonotus squamatus* comme dépourvu de vaisseaux. Mais JACQUET (1886) ayant injecté l'appareil circulatoire de l'Hermione et TRAUTZCH (1890) et DARBOUX (1899) ayant montré l'existence d'un tel appareil chez beaucoup de Polynoïniens, il est sûr que les Polynoïniens ne sont point anangies.

Sur les coupes du *Lepidonotus squamatus*, j'ai retrouvé le vaisseau dorsal et le vaisseau ventral décrits par les auteurs.

Le vaisseau dorsal est relativement volumineux, sa paroi est épaisse et riche en noyaux. Le coagulum intérieur est très peu dense, indiquant que le sang est pauvre en albuminoïde.

Comme pour les Phyllodociens, j'ai tenté chez le *Lepidonotus squamatus* la recherche d'un albuminoïde respiratoire incolore hypothétique, en employant la réaction du bleu de benzidine. Comme pour ceux-ci, j'ai eu une réaction positive sur le système nerveux qui m'a donné de fort belles figures très complètes de l'ensemble de cet appareil. La méthode est d'une électivité presque absolue et peut être utilisée pour la mise en évidence du système nerveux chez ces Invertébrés pourvus d'un sang incolore.

Chez les Polynoïniens, il y a avantage à enlever au préalable les élytres, qui, du reste, tombent souvent d'elles-mêmes par autotomie, lorsque l'animal est placé dans le bain de benzidine.

Les seules exceptions que j'ai constatées à l'électivité du procédé pour le système nerveux est la coloration par la benzidine d'un réseau fort gracieux autour des scabrilles, ces verrues ornementales décrites par HUXLEY (1877) sur les élytres du genre Polynoë. Le réseau coloré est surtout marqué vers le bord libre des élytres au point où JOURDAN a noté l'existence de papilles nerveuses. J'ai constaté de même la coloration des franges occupant le bord libre des élytres que la plupart des auteurs considèrent comme ornementales, par exemple DARBOUX (1899) chez la *Leanira Giardi*, qui sont peut-être des organes sensitifs. Je dois dire toutefois que l'étude histologique ne confirme pas cette manière de voir.

On constate aussi quelquefois la coloration des soies neuropodiales due peut-être à la présence des particules étrangères dont ces soies sont chargées. Enfin, j'ai vu des grains colorés dans les cellules épidermiques de l'élytre. Ces grains sont destinés à évoluer en grains bruns, probablement de nature mélanique.

J'ai observé en effet chez les Aphroditiens et surtout chez l'*Aphrodite aculeata* que les élytres sont marbrées de taches dues à la présence de grains mélaniques dans les cellules épithéliales pavimenteuses en forme de polygones réguliers qui constituent l'épiderme des élytres. A côté de ces cellules à grains bruns, on en voit possédant des grains incolores qui bleuissent avec intensité par le mélange benzidine-eau oxygénée et qui sont à coup sûr des grains à un stade précédant la mélanisation.

Cette constatation vient confirmer les observations faites

par M. MARCEL PRENANT (1922) (1). Cet auteur a proposé en effet de réunir des pigments comptés jusqu'ici dans les lipochromes, les uranidines et les mélanines et répandus surtout chez les Mollusques et les Vers en une famille naturelle définie par ses rapports avec un ferment ayant la propriété d'oxyder les ortho et paradiphénols. D'après cet auteur, ces pigments sont vraisemblablement constitués par des composés à structure quinonique et les corps plus complexes qui en dérivent par oxydation, polymérisation et condensation combinés peut-être avec des matières protéiques.

Cette exception étant notée, il est frappant de constater que le mélange benzidine-eau oxygénée colore avec intensité le système nerveux des Aphroditiens. Cela s'explique plus naturellement encore que pour les Phyllodociens, par la présence de l'hémoglobine notée dès 1872 par RAY-LANKESTER dans la chaîne nerveuse de l'Aphrodite.

Il me semble plus logique d'admettre une telle explication que de considérer que la réaction du bleu de benzidine est due à une peroxydase spécifique du système nerveux, comparable à celle qui a été signalée dans les centres nerveux par MARINESCO (1919) et qui est sans doute supportée par les corps de Nissl.

La chaîne nerveuse étant colorée par l'hémoglobine chez un grand nombre d'Aphroditiens, il semble bien qu'il faille rapporter à ce pigment la réaction d'oxydation du bleu de benzidine.

Il résulte de tout ce qui précède que les Aphroditiens ne paraissent pas posséder d'albuminoïde respiratoire incolore à propriété peroxydasique dans le système circulatoire ou dans la lymphe. La présence d'hémoglobine dans le système nerveux est d'autant plus intéressante à noter. Nous aurons l'occasion d'y revenir dans la partie générale.

IV. — Syllidiens : genre *Syllis*, sp.

Les Syllidiens représentent une famille de Polychètes qu'on s'accorde à considérer comme primitifs. Ils possèdent un sang incolore et méritent d'être rapprochés, à ce point de vue, des Phyllodociens et des Aphroditens.

La question de la lymphe et de l'appareil vasculaire des Syllidiens a été étudiée par MALAQUIN (1893) dans l'important travail que cet auteur a consacré à cette famille d'Annélides. Il signale chez la *Syllis hyalina* des amibocytes dans le liquide cavitaire. Ce sont des cellules arrondies ou fusiformes renfermant un noyau et des granules jaunâtres ou incolores réfringents.

Pour ce qui est de l'appareil vasculaire, MALAQUIN le décrit comme très simple et il en a observé trois types principaux : un type inférieur formé d'un vaisseau dorsal et d'un vaisseau ventral réunis antérieurement par une anse céphalique double, un deuxième type où il existe en outre une anse complète unissant le vaisseau ventral et le vaisseau dorsal. Enfin, le type le plus élevé dans le genre *Syllis* posséderait en outre un vaisseau ventral le long de la région postérieure de la trompe pharyngienne du proventricule et du ventricule. Le vaisseau dorsal serait seul contractile.

MALAQUIN dit n'avoir point vu de cellules sur le vivant dans l'appareil vasculaire, mais il a constaté chez la *Syllis hamata* la présence de petites sphérules de 1 μ de diamètre avec noyau central qui seraient des amibocytes hématiques.

Chez une espèce du genre *Syllis* j'ai constaté l'existence d'une lymphe périviscérale peu abondante et certainement pauvre en albumine, car elle ne donne sous l'influence des

réactifs précipitants des albuminoïdes qu'un coagulum faible ou même absent. Elle est pauvre en cellules.

L'appareil circulatoire est formé d'un vaisseau dorsal et d'un vaisseau ventral bien développés et munis d'une paroi musculaire. La lumière du vaisseau, et ce point me paraît digne d'être souligné, est remplie par un coagulum dense, colorable, indice de la présence dans le sang vasculaire d'une quantité relativement considérable d'albumine.

Cette constatation suffit pour affirmer que le sang vasculaire, quoique incolore, est nettement distinct de la lymphe périviscérale et ne se mêle point avec elle.

Dans le sang vasculaire on trouve des leucocytes ayant les caractères de lymphocytes et ressemblant à ceux que nous avons observés dans beaucoup d'autres espèces. Mais je n'ai rien vu ressemblant aux petites sphérules de 1 μ (il y a peut-être là une faute d'impression) signalées par MALAQUIN chez la *Syllis hamata*.

V. — *Chætopterus variopedatus*, Rénier.

La famille des Chétoptériens, dont AUDOUIN et EDWARDS voulurent faire un groupe à part et pour lesquels de QUATREFAGES créa son sous-ordre des *Annélides aberrantes*, comprend des types de Polychètes sédentaires à morphologie très spéciale dont LEUCKART a souligné le caractère le plus remarquable qui est la duplicité de la rame ventrale.

Le genre le plus commun dans nos mers est le *Chætopterus variopedatus*. JOYEUX-LAFFUIE (1890) a montré que toutes les espèces décrites dans le genre *Chætopterus* devaient être ramenées à cette seule espèce.

Le Chétoptère a été étudié par COSMOVICI (1880) qui a décrit les organes génitaux et les organes segmentaires. JOYEUX-

LAFFUIE (1890) a consacré à cet Annélide une bonne monographie.

Le sang et le liquide coelomique de cet animal n'ont été que fort peu étudiés et il règne bien des obscurités en ce qui concerne l'appareil circulatoire.

A. — LYMPHE PÉRIVISCÉRALE.

La lymphe périviscérale du Chétopère est peu connue. JOURDAIN (1868) a signalé la présence de globules nucléés granuleux dans le liquide qui distend les trois derniers anneaux de la région moyenne.

CUÉNOT (1891) a constaté l'existence de glandes lymphatiques au voisinage des néphridies, glandes qui donneraient naissance aux œufs.

Observations personnelles :

J'ai eu l'occasion d'avoir entre les mains un assez grand nombre de Chétopères vivants encore contenus dans leur tube, provenant d'un dragage dans la baie de la Hougue, ce qui m'a permis de faire quelques observations sur ces Annélides et spécialement sur le pigment vert qui remplit leurs cellules intestinales, pigment auquel RAY-LANKESTER (1897) a donné le nom de *chétopérine*.

J'ai consacré à ce pigment un mémoire spécial (1922) (14). Je crois cependant devoir en dire quelques mots, car j'ai retrouvé ce pigment dans le liquide coelomique de l'animal et dans les leucocytes du coelome.

Les premiers observateurs qui étudièrent le Chétopère furent en effet frappés de la teinte d'un vert olive foncé que présente la partie moyenne du corps. CLAPARÈDE (1873) vit

que cette teinte était due à des grains verts qui remplissent les cellules de l'épithélium intestinal.

CLAPARÈDE et JOYEUX-LAFFUIE ont considéré ces grains verts comme un pigment biliaire.

RAY-LANKESTER (1897) et son élève M^{lle} NEWBIGIN (1898) firent les premiers une étude très poussée de la chétoptérine.

Ils aboutirent à cette conclusion qu'il s'agit d'un pigment intrinsèque produit par le métabolisme cellulaire, n'ayant rien à voir avec le régime alimentaire de l'animal et dont la ressemblance avec la chlorophylle est, malgré quelques analogies spectrales, toute superficielle.

MAC MUNN (1900), se basant uniquement sur des considérations spectroscopiques, proposa cependant de rapprocher ce pigment des *entérochlorophylles*.

Enfin BRANDES (1898) supposa, sans preuve, que les grains verts doivent être considérés comme des Zoonchlorelles symbiotiques.

J'ai repris l'étude attentive de la chétoptérine et mes observations histologiques, histochimiques et spectroscopiques m'ont conduit à adopter une manière de voir opposée à celle de RAY-LANKESTER et de M^{lle} NEWBIGIN et à considérer ce pigment comme une chlorophylle légèrement modifiée d'origine alimentaire, par conséquent comme un pigment d'origine extrinsèque.

J'ai vu tout d'abord, ce qui avait échappé à RAY-LANKESTER, que les cellules intestinales à grains verts sont des cellules ciliées. Ces cellules ont la forme de prismes pentagonaux ou hexagonaux, minces et très allongés. Elles ont en effet jusqu'à 120 μ . de hauteur pour une largeur qui ne dépasse guère 5 à 10 μ . Elles possèdent une bordure ciliée formée de cils fins de 10 μ . environ, insérés sur des grains basaux et se prolongeant dans la cellule par des racines rassemblées en un cône

assez court qu'on peut voir dans certains cas se prolonger jusque dans la région nucléaire (pl. II, fig. 11).

Les grains verts sont des grains de ferment et en certains points du tube digestif des grains d'excrétions ayant fixé par un phénomène peut-être comparable à l'adsorption, le pigment vert absorbé avec la nourriture.

Par l'étude chimique de la chétoptérine, j'ai été conduit à la conclusion que, si ce pigment s'éloigne de la *chlorophylle pure* par quelques réactions, il a cependant avec elle bien des points communs. Ses réactions chimiques sont en effet celles de la chlorophylle d'algue traitée par un acide. Ses solutions ont même teinte, même fluorescence rouge sang que la chlorophylle. Elle est soluble dans les mêmes solvants; comme elle, elle est sensible à l'acide acétique qui la dissout facilement. J'ai constaté en outre qu'elle donne des réactions microchimiques très voisines de celles de la chlorophylle et noté à ce propos qu'elle possède la même propriété de teindre la graisse et les lipoides. J'ai pu colorer ainsi divers corps gras et le vitellus des œufs d'autres Annélides.

De plus, la chétoptérine, au moins dans certaines conditions, se montre sensible à l'action destructive de la lumière, ce qui la rapproche encore de la chlorophylle.

La chétoptérine est une modification acide de la chlorophylle d'algue, une sorte de *chlorophyllane* dont les solutions ont des propriétés très voisines.

J'ai recherché l'origine du pigment en étudiant le contenu intestinal et le régime alimentaire du Chétoptère. Dans le tube digestif, on trouve des débris de thalle d'algues vertes, des zoospores, des œufs de Chlorophycées amenés par la circulation de l'eau dans le tube et le mouvement des cils de l'épithélium intestinal dont j'ai noté la présence de la bouche jusqu'à l'anus.

Les fèces sont formées de minuscules boudins constitués par du sable agglutiné, des Diatomées et des débris d'algues vertes encore reconnaissables. Il faut déduire de ces constatations que le Chétopère est un animal exclusivement herbivore, ce qui explique sa large bouche en entonnoir et l'absence complète de trompe et de mâchoires.

Les Chlorophycées qui forment le fond de la nourriture du ver sont donc la source de la chlorophylle qui imprègne les grains contenus dans les cellules intestinales.

Dans la partie antérieure du tube digestif, le pigment a une teinte d'un jaune chamois qui m'a donné les réactions des carotinoïdes comme si ces substances étaient d'abord adsorbées dans la première portion du tube digestif, ce qui expliquerait l'absence des bandes du lipochrome constatée par MAC MUNN dans le spectre de la chétopérine, toujours recherché sur le pigment extrait de l'intestin moyen.

J'ai fait enfin l'étude spectroscopique de la chétopérine en comparant son spectre d'absorption à celui de la chlorophylle d'Ulve. On trouve l'étude détaillée et la figure de ces spectres dans mon mémoire. La conclusion de cette étude est que le pigment du Chétopère a un spectre presque exactement superposable à celui de l'Ulve, dont les débris servent de nourriture à l'animal.

La chétopérine présente la raie spécifique de CHAUTARD qui suffirait pour affirmer sa parenté avec la chlorophylle. Par son spectre d'absorption, comme par les modifications qu'y apportent les réactifs, la chétopérine se rapproche absolument des entérochlorophylles et doit être classée dans ce groupe de pigments.

La chétopérine se retrouve non seulement sur toute la longueur du tube digestif, mais encore dans presque tous les tissus, surtout dans les muscles et dans l'épiderme à hautes

cellules de la portion antérieure du corps. C'est à ces grains que cette paroi doit sa teinte générale d'un jaune verdâtre.

J'ai retrouvé le pigment sous forme de grains dans le liquide coelomique. Ces grains sont probablement entraînés par les leucocytes qu'on rencontre souvent entre les pieds des cellules intestinales. Ces leucocytes phagocytent avec activité les grains verts et les transportent vers les muscles et vers l'épiderme.

Un semblable transport a déjà été constaté pour d'autres pigments chez les Polychètes par RACOVITZA (1895).

Le liquide coelomique du chétopère est incolore, très fluide, semblable à l'eau de mer. Dans la portion moyenne du corps il contient souvent très peu d'éléments. Ces éléments m'ont paru plus abondants dans la portion antérieure et postérieure qui sont si nettement différenciées de la portion moyenne.

La quantité d'albuminoïde existant dans le liquide cavitair est certainement très faible. Le plus souvent, je n'ai eu aucun précipité avec les réactifs coagulant les albuminoïdes.

Dans la portion moyenne je n'ai souvent rencontré après centrifugation que quelques amas plus ou moins cristallins de chétopérine. Je crois devoir signaler, à ce propos, que je crois être le premier à avoir constaté l'existence de la chétopérine cristallisée. Par évaporation lente d'une solution alcoolique fraîche de ce pigment entre lame et lamelle, j'ai obtenu de grandes aiguilles d'un beau vert émeraude. Ce sont des prismes isolés ou réunis en gerbes (pl. II, fig. 7, 12, 16 et 17).

Ces cristaux sont certainement à rapprocher des cristaux de BORODINE et de ceux d'A. GAUTIER (1879). J'ai noté que leur teinte d'un vert émeraude s'atténue peu à peu et qu'ils deviennent jaunâtres au bout de quelque temps. Ce caractère les rapproche des cristaux obtenus par A. GAUTIER. On sait que WILLSTATER (1913) a montré que la chlorophylle cristallisable n'était pas de la chlorophylle pure mais un corps nou-

veau produit par substitution de C_2H_5 au groupe phytol.

Si la quantité d'albumine est faible dans le liquide coelomique, on y rencontre par contre en abondance des globules de graisse. Ces globules graisseux ont leur origine dans les cellules intestinales à chétoptérine où j'ai pu les colorer.

Cette graisse provient soit de la transformation des protéiques digérés, soit plus probablement de la matière huileuse des œufs de Chlorophycées dont se nourrit l'animal.

Le plus souvent, les gouttes huileuses du coelome se montrent colorées en vert par la chétoptérine dont j'ai signalé la solubilité dans les corps gras qui en fait une teinture élective de ces corps à la façon du Soudan III, du ponceau R ou de la chlorophylle elle-même, dont EISENBERG a noté l'affinité pour les corps gras.

Ceci dit, passons à l'étude des leucocytes rencontrés dans la lymphe.

Au niveau du segment moyen on trouve tout d'abord de petits lymphocytes munis d'un gros noyau clair avec un réseau très net et des grains fins de chromatine. Le cytoplasme est peu abondant et acidophile. Il est parfois si mince qu'il semble qu'on ait affaire à des noyaux nus.

A côté de ces petits lymphocytes à gros noyau clair on trouve des leucocytes plus volumineux qui dérivent manifestement de la croissance des types précédents. Leur cytoplasme est plus abondant, mais leur noyau offre les mêmes caractères et présente un aspect clair.

Les leucocytes hyalins sont doués d'un pouvoir phagocytaire très marqué. J'ai observé fréquemment la phagocytose des spermatogonies et des spermatozoïdes dont la tête est bien reconnaissable à sa forme en obus. J'ai décrit les spermatozoïdes du chétoptère qui sont très petits, dans une note spéciale (1921) (4).

Dans certains de ces leucocytes, j'ai observé des grains bruns très fins, absolument différents des grains de chétoptérine et que j'ai tout lieu de considérer comme de nature excrétrice. C'est le même pigment que j'ai retrouvé dans les cellules épidermiques de certaines parties du corps en particulier des antennes (pl. II, fig. 37, 38, 39).

A côté de ces leucocytes on en rencontre d'autres, ceux probablement qui avaient été aperçus par JOURDAIN (1868). J'hésite à les classer dans le groupe des leucocytes granuleux malgré la présence de grains dans leur cytoplasme.

Ce sont des leucocytes à chétoptérine. Il est très difficile de dire, en effet, si les grains verts que contiennent ces cellules sont d'origine intrinsèque ou bien, au contraire, sont des grains phagocytés. Je penche pour la dernière hypothèse, car j'ai rencontré fréquemment, en étudiant l'épithélium intestinal du Chétoptère, des leucocytes à grains verts situés entre les pieds des cellules intestinales et quelquefois même dans l'intérieur de celles-ci. Il y a donc lieu de supposer que les grains de chétoptérine, d'ailleurs souvent de taille inégale contenus dans les leucocytes proviennent d'un fait de phagocytose (pl. II, fig. 10 et 21).

Les plus volumineux des leucocytes à chétoptérine ont souvent deux noyaux.

Il y a enfin une dernière variété de cellules qu'on rencontre spécialement dans la portion postérieure ou abdominale du coelome, ce sont des leucocytes caractérisés par la présence de gouttelettes de graisse. Cette graisse est une réserve qui joue certainement un rôle dans le développement des éléments sexuels et donne à ces cellules une physionomie particulière. Toutefois, ces cellules sont loin de présenter les caractères d'éléocytes même sous la forme primitive que nous avons rencontrée chez les Néréidiens (pl. II, fig. 19 et 20).

Ces cellules offrent un certain intérêt, car c'est en les observant que M. CUÉNOT aurait vu des formes de passage entre l'œuf et la cellule lymphatique. Cet auteur a signalé en effet (1891) chez le Chétopère des glandes lymphatiques qui seraient formées de petits amas cellulaires situés dans la région abdominale sur le bord interne et dorsal des organes segmentaires au point où CLAPARÈDE place les ovaires. Pour lui, c'est cette glande lymphatique qui donne naissance aux œufs.

L'ovaire mûr lui a montré entre les œufs des cellules lymphatiques émettant souvent des pseudopodes et renfermant presque toujours des produits de réserve variés en granules jaunes. Il trouve, après fixation, tous les passages entre l'œuf et la cellule lymphatique.

Sur des coupes d'ovaire de Chétopère il est facile de retrouver les leucocytes à graisse qui entourent les œufs jouant le rôle de cellules vitellines, mais je ne puis dire que j'ai observé tous les passages dont parle M. CUÉNOT. Il eût fallu pour cela étudier des ovaires très jeunes. Lorsque l'évolution est avancée, les caractères cytologiques des œufs et des leucocytes qui les entourent sont si différents que leur distinction est facile. Il est probable, toutefois, que les cellules sexuelles primitives ressemblent à des leucocytes, et, comme nous le verrons, chez beaucoup de Polychètes il est difficile de distinguer au début les organes proprement lymphogènes des glandes génitales. Les colorations mitochondriales appliquées au Chétopère ne m'ont pas permis de retrouver avec quelque certitude les cellules de la ligne germinale, aussi ne puis-je ni confirmer ni infirmer les faits indiqués par M. CUÉNOT.

On voit que chez le Chétopère les leucocytes du cœlome remplissent un triple rôle : débarrasser la lymphé des débris qui s'y trouvent, des spermatozoïdes inutilisés, transporter la

chétoptérine de l'intestin vers l'épiderme, accumuler la graisse pour nourrir les œufs et les spermatozoïdes.

B. — SANG VASCULAIRE.

Le système vasculaire du Chétoptère est mal connu. RÉNIER (1804) avait décrit chez son *Tricœlia* un cœur formé d'une oreillette et d'un ventricule. Il a certainement été trompé par les pulsations rythmiques des palettes de la région moyenne.

De QUATREFAGES (1865) décrit le Chétoptère comme dépourvu de vaisseaux et de branchies véritables. CLAPARÈDE partage le même avis. Il nie même l'observation de COSTA qui aurait vu un vaisseau le long des tentacules du *Telepsavus Costarum*. Cependant, un peu plus tard CLAPARÈDE (1873) écrit que les Chétoptériens ont l'intestin entouré d'une gaine vasculaire. Il décrit dans le segment antérieur un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral.

Après lui et ignorant sans doute ses recherches, LESPÈS (1871) nie tout appareil circulatoire. COSMOVICI (1880) voit un vaisseau sanguin suivant le bord inférieur de l'intestin et deux vaisseaux latéraux. JOYEUX-LAFFUIE (1890) a nié avec raison l'existence de ces derniers et fourni une bonne description de l'appareil circulatoire du Chétoptère. Il admet que le sinus péri-intestinal se confond avec la cavité générale en arrière. Il figure un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral réunis en avant par un collier péribuccal qu'il a découvert.

Le sang vasculaire du Chétoptère, comme l'a noté JOYEUX-LAFFUIE et plusieurs autres avant lui, est incolore. Ce fait, joint à la grande abondance du mucus qui rend une dissection presque impossible, est la cause de l'ignorance où nous sommes relativement à l'appareil vasculaire qu'il faut renoncer à injecter et qu'on ne peut étudier que sur coupes.

J'ai retrouvé de cette façon le vaisseau dorsal et le vaisseau ventral décrits par JOYEUX-LAFFUIE qui sont très nets dans la portion antérieure du corps. Dans la portion moyenne, ils se fusionnent en un large sinus entourant l'intestin. Le coagulum qui existe dans les vaisseaux sur les coupes est faible et comparable à celui de la cavité générale.

Je n'ai point réussi à injecter l'appareil circulatoire ni à prouver s'il communiquait réellement avec le coelome. Des injections de solution de benzidine dans la cavité coelomique sont restées sans résultat. Je n'ai point observé de bleuissement. Il est donc probable que le Chétopère est dépourvu d'albuminoïde respiratoire à pouvoir peroxydasique.

Dans le sang des vaisseaux de la portion antérieure du corps j'ai noté l'existence d'hémocytes piriformes souvent appendus à la paroi vasculaire et rappelant ceux de l'Aphrodite.

CHAPITRE V

POLYCHÈTES POURVUS D'UN APPAREIL CIRCULATOIRE CONTENANT DES HÉMATIES VRAIES.

Magelona papillicornis F. Müll.

J'aurais craint d'être incomplet si je n'avais consacré un petit chapitre de ce travail à l'étude d'un type d'organisation exceptionnel chez les Polychètes mais beaucoup plus fréquent dans les groupes voisins, consistant dans la présence d'un appareil circulatoire clos où le pigment respiratoire charge de vraies hématies.

HUBRECHT (1880), BÜRGER (1890), MARCEL PRENANT (1922) ont décrit des hématies intravasculaires nucléées chez quelques Némertiens. On sait depuis KOWALEVSKY (1867) que le genre *Phoronis* possède un système circulatoire parfaitement clos pourvu de globules colorés en rouge par l'hémoglobine.

Mais chez les Polychètes il n'existe qu'un seul exemple d'une telle disposition qui est en somme la plus voisine de celle qu'on rencontre chez les Vertébrés. Cet exemple unique est la *Magelona papillicornis* F. MÜLL. qui est le seul Invertébré connu jusqu'ici possédant des hématies anucléées comme celles des Mammifères renfermées dans un système circulatoire clos.

Cette disposition a été découverte chez la *Magelona* par MAC-INTOSH (1878). Cet auteur a donné une bonne description de l'appareil circulatoire de cette espèce et indiqué l'existence de petits globules d'un rose pâle pouvant passer au brun dans

le sang vasculaire. Il signale de rares globules, dans la cavité générale.

BLAXLAND BENHAM (1897) a repris cette étude et montré que l'appareil vasculaire contient des hématies minuscules colorées en rose garance, de dimensions assez constantes. Ces globules sont très nombreux. Ils remplissent les vaisseaux réduisant le plasma incolore à peu de chose. Ils possèdent la faculté de s'agglutiner en masses assez considérables.

D'après la description de BENHAM, les hématies de *Magelona* sont de très petites cellules sphériques de 2 μ environ, non amiboïdes, homogènes, d'apparence huileuse et dépourvues de noyau. Sur certaines coupes l'auteur a vu des noyaux, mais suppose qu'il s'agit de petits globules ayant entouré un noyau libre qui représente très probablement un lymphocyte.

Ces hématies sont particulièrement sensibles à différents réactifs. L'eau distillée détermine une hémolyse en les décolorant. Le chloroforme et l'éther les dissoudraient, ne laissant que quelques granules, d'où BENHAM conclut qu'ils sont formés surtout de substance grasse. Ils brunissent légèrement par l'acide osmique. L'acide acétique les dissout lentement.

BENHAM a montré que le pigment respiratoire qui charge ces globules est l'hémérythrine qui existe dans les hématies célo-miques d'un certain nombre de Géphyriens.

Le sang de la *Magelona papillicornis* serait donc absolument différent, à ce point de vue, de celui de tous les autres Chétopodes. Cette espèce serait la seule à posséder des hématies vraies, différentes aussi bien par leur situation que par leur morphologie des hématies que nous avons décrites chez la *Terebella lapidaria* et la *Travisia Forbesii*. Elles diffèrent aussi de celles que nous étudierons dans le prochain chapitre des Polychètes ananglés.

Recherches personnelles :

Les observations de MAC-INTOSH et de BENHAM signalaient des faits tellement exceptionnels qu'il m'a paru intéressant de les revoir. N'ayant pu récolter moi-même d'échantillons de *Magelona*, j'ai pu m'en procurer plusieurs exemplaires qui m'ont été fournis très aimablement par M. FAUVEL. Les exemplaires avaient été soigneusement fixés, aussi, bien qu'ayant été conservés longtemps en alcool, ils m'ont donné de bons résultats sur les coupes à la paraffine.

Je puis confirmer de façon complète les observations de MAC-INTOSH et de BENHAM et ajouter quelques faits à ceux qu'ils ont fait connaître.

Chez *Magelona* j'ai noté l'existence dans la partie antérieure du corps d'un vaisseau dorsal volumineux, remarquable en ce qu'il est muni d'une paroi fort épaisse (8 à 10 μ). Cette paroi peut être décomposée en deux parties : 1° une moitié externe regardant le céloome et se montrant finement granuleuse ; elle présente par endroits des noyaux, c'est la couche sarcoplasmique ; 2° une moitié interne fortement colorable et présentant un aspect rayonnant. Elle répond à des fibrilles longitudinales. Cette couche musculaire est doublée en dedans d'une mince vitrée (pl. V, fig. 2).

Dans la lumière on constate l'existence d'un plasma incolore donnant peu ou point de coagulum, indice de sa pauvreté en albumine, contenant un grand nombre d'hématies anucléées minuscules présentant une forme arrondie et n'ayant guère que 1 à 2 μ . Ces microcellules, difficiles à étudier par suite de leur petitesse, ont un aspect fortement réfringent et semblent pourvues d'une membrane à double contour. On n'y trouve ni noyau ni reste nucléaire. Le minuscule discoplasme de l'hématie se montre colorable par l'éosine.

Si les hématies sont parfois peu abondantes dans le vaisseau dorsal si fortement musclé, elles sont, par contre, beaucoup plus nombreuses dans les petits vaisseaux transversaux qui s'en montrent littéralement bourrés. Dans ces petits vaisseaux on observe des noyaux pariétaux qui sont deux ou trois fois plus volumineux que les petits globules du sang.

La question qu'on peut se poser à propos de ces minuscules hématies est de savoir s'il s'agit bien d'hématies et non point de grains d'hémérythrine. Je réponds sans hésiter qu'il s'agit d'hématies vraies anucléées et comparables à celle des Mammifères.

J'ai constaté en effet qu'après fixation au liquide de Bouin les hématies apparaissent presque toujours gonflées sur les coupes. Elles ont alors 2 à 4 μ , mais on en voit quelques-unes assez rares ayant jusqu'à 5 ou 6 μ (pl. V, fig. 3 et 4). En colorant à l'hématoxyline ferrique, ces hématies qui sont très nombreuses dans les vaisseaux de la partie antérieure du corps et surtout de la trompe semblent entourées d'une membrane très fine. Leur contenu est clair et ne montre qu'un semis de grains très ténus qui sont colorables par la laque ferrique. On n'aperçoit rien qui ressemble à un noyau. Sur certaines hématies seulement, on voit une sorte de vacuole entourée par les fins granules sidérophiles, mais on acquiert bien vite la certitude qu'il s'agit en réalité d'une dépression, d'une concavité.

Il eût été intéressant de rechercher l'origine de ces minuscules hématies. Les conditions ne m'ont pas permis de le faire, mais j'ai été frappé de voir que pour des centaines de ces éléments on ne rencontrait pas la moindre cellule nucléée ayant l'aspect d'un leucocyte. Les seuls noyaux qu'on aperçoive font partie des parois vasculaires, ce sont des noyaux de l'endothélium tournés vers le cœlome.

De toutes les constatations qui précèdent, il résulte que la

Magelona papillicornis possède des hématies nucléées minuscules dont la situation est intravasculaire et qui par leur morphologie ne peuvent être comparées qu'aux hématies des Mammifères. Elles se rencontrent en nombre immense dans les vaisseaux très larges de la *Magelona*, vaisseaux qui dans la région antérieure arrivent à remplir presque complètement le coelome.

L'exemple de la *Magelona* est unique parmi les Chétopodes et même parmi les Invertébrés. C'est le seul Invertébré qui ait des hématies semblables à celles des Mammifères par leur morphologie, mais chargées d'un pigment différent, l'hémérythrine.

CHAPITRE VI

POLYCHÈTES SANS APPAREIL CIRCULATOIRE POURVUS D'UNE LYMPHE A HÉMATIES

Nous abordons enfin avec ce chapitre l'étude d'un type d'organisation résultant de la disparition du système circulatoire qui, par un phénomène d'évolution convergente, se trouve réalisé dans plusieurs familles sans affinités entre elles.

Les cellules de la lymphe périviscérale transformées en hématies chargées d'hémoglobine suffisent à assurer l'hématose, d'où regression, dégradation considérable et même disparition du système hématique dont on arrive à ne plus même trouver de traces dans le développement, comme l'a montré EISIG (1887) chez les Capitelliens.

L'absence de vaisseaux coïncidant avec des hématies dans le coelome fut constatée pour la première fois par de QUATREFAGES (1850) chez son Apneumée (*Polycirrus hæmatodes*). Le même fait fut observé un peu plus tard par VAN BENEDEN (1857) chez les Capitelliens.

Nous prendrons le *Polycirrus hæmatodes* comme premier type de notre étude.

I. — *Polycirrus hæmatodes*. Clpd.

Les Polycirriens forment un petit groupe fort curieux qui constituent une sous-famille des Térébelliens. Leur caractère le plus frappant est l'absence de branchies corrélative de

l'absence des vaisseaux. L'anangie qui avait échappé à GRUBE (1850) fut découverte par QUATREFAGES (1850).

Le groupe des Polycirriens est fort homogène. Il a été révisé récemment par M. CAULLERY (1916) qui a proposé de conserver les trois genres de MALMGREN : *Polycirrus*, *Leucariste*, *Euretho* pour en faire trois sous-genres du genre unique *Polycirrus* tant sont étroites les analogies que présentent entre eux les types de cette sous-famille. Or ces types, si voisins par leurs caractères extérieurs, présentent des différences profondes dans la formule cytologique de leur liquide périviscéral, puisque les uns présentent des hématies alors que les autres en sont dépourvus. Il est curieux qu'une différence histologique et physiologique si profonde soit sans action sur la morphologie externe de l'animal et nécessite un examen attentif pour être décelée.

C'est de QUATREFAGES (1850) qui a signalé le premier les globules rouges du *Polycirrus hæmatodes*, son Apneumée. CLAPARÈDE (1864) les a revus sur son *Aphlebina hæmatodes* qui est la même espèce. Il parle de globules d'un diamètre de 10 à 13 μ , d'un beau rouge, alors qu'ils seraient jaunâtres chez l'*Aphlebina pallida*. Chez quelques individus de couleur orangée il y aurait des globules d'une forme ovale acuminés aux deux extrémités.

GRUBE (1860) avait décrit des corpuscules fusiformes comparables dans la cavité périviscérale de *Polycirrus aurantiacus*. De même, CLAPARÈDE (1864) note chez *Polycirrus caliendrum* CLAP. des globules fusiformes et incolores.

Polycirrus tenuisetis, LANG, serait aussi dépourvu de globules colorés et l'espèce récemment décrite par M. CAULLERY (1916) *Polycirrus arenivorus* en serait également privée.

En somme, ce qui résulte de ces constatations, c'est que dans le groupe des Polycirriens où l'absence des vaisseaux et

des branchies est un fait constant, certains types possèdent des globules rouges, alors que d'autres en sont dépourvus. Il est curieux de constater des variations aussi importantes entre plusieurs espèces d'un même genre.

Recherches personnelles :

Les descriptions fournies par les auteurs étant toujours très brèves et le plus souvent non accompagnées de figures, j'ai repris l'étude cytologique des éléments de la lymphe chez le *Polycirrus hæmatodes*.

Le liquide coelomique de cette espèce présente une teinte variant du rouge vif au rouge vineux qui rappelle celle de la lymphe de la *Terebella lapidaria*. Cette coloration est due à la grande abondance des hématies.

1° *Hématies* : Les hématies se présentent comme des disques nettement circulaires fortement chargés d'hémoglobine. Ces globules sont plus petits qu'ils ne le sont d'ordinaire chez les Polychètes. Leur taille oscille entre 5 et 20 μ , la dimension la plus fréquente étant voisine de 10 à 12 μ . Ils ont la forme de lentilles biconvexes très régulières et, par suite, possèdent un profil fusiforme (pl. I, fig. 7).

Contrairement à celles que nous avons observées chez la *Terebella lapidaria* et que nous étudierons dans d'autres formes, les hématies du *Polycirrus hæmatodes* se montrent homogènes sans grains, sans sphérules et sont fortement colorées malgré leur petitesse relative. Elles semblent douées d'une assez grande viscosité. On les voit en effet s'agglutiner facilement en masses assez considérables.

Ces hématies sont entourées d'une membrane à double contour dont l'existence n'est pas douteuse et le contenu de la cellule est fluide. On voit en effet les globules se déformer

facilement par pression réciproque ou au contact des corps étrangers, pour reprendre leur forme d'équilibre, celle de lentille biconvexe.

Après fixation, les hématies du *Polycirrus hæmatodes* sont fortement colorables par l'éosine sur les frottis. Elles se teignent en rose brillant avec intensité, ce qui est l'indice de leur grande richesse en hémoglobine (pl. III, fig. 10).

Le noyau, relativement volumineux a de 5 à 7 μ de diamètre. Il est clair, peu colorable en comparaison de celui des autres cellules de la lymphe. La chromatine s'y montre en grains fins et dispersés.

Ici, comme chez les autres formes de Polychètes à hématies, il était intéressant de suivre le détail des phénomènes d'hémo-lyse. Si l'on ajoute peu à peu de l'eau distillée au liquide célomique, on voit l'hématie se gonfler progressivement, devenant un disque de plus en plus épais. A mesure que l'hémoglobine diffuse dans le milieu extérieur, le noyau qui jusque là n'était pas visible devient très net. Finalement, l'hématie prend la forme d'une sphère très pâle dont l'apparence est celle d'un globe de cristal (pl. III, fig. 11 et 12).

Dans la lymphe du *Polycirrus hæmatodes* j'ai trouvé tous les intermédiaires entre le lymphocyte et l'hématie constituée. On voit en effet en grand nombre des lymphocytes de 5 à 7 μ présentant un noyau volumineux, clair et peu colorable. Le cytoplasme formant encore une couche très mince autour du noyau montre de bonne heure une forte colorabilité par l'éosine, indice qu'il se charge très tôt d'hémoglobine (pl. I, fig. 26 à 28).

A ce stade, la jeune hématie paraît amiboïde, mais elle s'entoure bientôt d'une membrane et devient hématie adulte par simple augmentation de sa quantité d'hémoglobine.

2° *Leucocytes* : A côté des hématies qui sont fort nombreuses, on trouve dans la lymphe des leucocytes de différents types,

les uns sont de petits lymphocytes, d'autres plus volumineux prennent souvent l'apparence de leucocytes fusiformes. Ils sont en général de taille assez faible.

Les granulocytes sont représentés par des cellules sphéroïdales généralement assez volumineuses (15 à 20 μ) pourvues de sphérules graisseuses et dont le cytoplasme a une réaction basophile. On ne peut confondre ces cellules avec des ovocytes en voie d'accroissement à cause de la petitesse de leur noyau et de l'absence de nucléole. Sur le vivant, ces cellules graisseuses présentent une teinte brun rouge qui disparaît sous l'influence des réactifs.

Les cirres qui sont creusés de prolongements de la cavité viscérale présentent constamment des contractions qui déterminent un brassage et un mouvement rythmique de va et vient sous l'influence de la contraction des muscles de leurs parois.

Il y aurait lieu de consacrer un septième chapitre au dernier type morphologique présenté par les Annélides Polychètes et réalisé par la plupart des Polycirriens. Si nous ne le faisons point c'est à cause de la simplicité d'organisation de ce dernier type et parce qu'il ne nous a pas été donné d'étudier personnellement de Polycirrien autre que le *Polycirrus hæmatodes*.

On ne trouve plus dans ce dernier type ni branchies, ni vaisseaux, ni hématies coelomiques. Il n'y a plus que des leucocytes le plus souvent du type fusiforme.

La lymphe périviscérale doit, dans ce cas, remplir les fonctions du sang sans posséder d'hématies à hémoglobine.

II. — Capitelliens : *Notomastus Benedeni* Clpd et *Notomastus latericeus*. Sars.

Les Capitelliens sont caractérisés par l'absence à peu près complète de vaisseaux et la présence d'une hémolymphe au sens où nous entendons ce terme.

C'est à VAN BENEDEN (1857) que l'on doit la découverte des hématies et de l'anangie du genre *Capitella*. Il écrit : « Le sang est incolore, mais les globules sont grands et rouges... Les vaisseaux manquent... Le sang est épanché dans la cavité périgastrique. » VAN BENEDEN figure assez exactement les globules rouges avec leur forme discoïde et déclare dans sa monographie sur la *Capitella capitata* que les deux caractères : absence de vaisseaux et présence d'hématies dans le coelome s'appliquent à l'ensemble de la famille.

GRUBE (1862) étudia également les hématies de la *Capitella* et les décrivit comme des disques biconcaves. KEFERSTEIN (1864) parle de globules rouges arrondis de 15 μ chez le *Notomastus rubicundus*.

CLAPARÈDE (1864 et 1868) reprit les observations de VAN BENEDEN. Chez la *Capitella capitata* il décrit des globules rouges atteignant 12 μ et renfermant de nombreuses petites granulations. En se servant d'acide acétique il vit le noyau dont l'existence avait été contestée à tort par REICHERT. Chez le *Notomastus lineatus* il signale des globules rouges de 20 μ contenant quelques granulations.

EISIG (1887), dans le travail monumental qu'il a consacré aux Capitelliens, étudie avec soin la question du liquide cavitaire, qu'il nomme *hémolymph*, dans les principaux genres de Capitelliens. Il est frappé par ce fait que le sang des Capitelliens est caractérisé par la prédominance des éléments solides vis-à-vis du plasma et il distingue deux sortes d'éléments : les globules colorés et les globules incolores. Il décrit assez sommairement les leucocytes, considérant que les plus petits représentent sans doute des stades de développement provenant de la division des premiers.

Il fait une étude plus détaillée des hématies dont il donne des figures. Ses observations ayant été faites sur le vivant, il

dit à tort que les hématies sont exceptionnellement pourvues de noyau. Ce dernier, comme nous le verrons, est rarement visible sur le frais et ne le devient que par un début d'hémolyse ou bien après fixation et coloration.

Les hématies ont, d'après ERSIG, une dimension moyenne de 16 à 20 μ suivant les genres et se présentent comme des disques circulaires d'épaisseur partout égale formés d'une substance élastique, gluante, paraissant homogène. Ils seraient dépourvus de membrane et chargés d'hémoglobine. Dans ces globules il a observé des granulations brunes déjà entrevues par CLAPARÈDE (1868) généralement petites (1 à 3 μ), mais qui peuvent atteindre 10 μ dans certaines variétés de *Tremomastus*. Il considère ces granulations comme excrétrices, car elles ressemblent par leur morphologie comme par leurs réactions aux sphérules et concrétions excrétrices des néphridies.

CUÉNOT (1891) ne consacre que quelques lignes à l'étude des hématies des Capitelliens. Il écrit : « Chez les Capitellides les hématies (20 μ) renferment de nombreux granules jaunes arrondis, légèrement mobiles dans les jeunes éléments, immobiles dans les adultes. »

Recherches personnelles :

Mes observations ont porté sur les globules rouges contenus dans le liquide cavitair de *Notomastus Benedeni* CLAP. et de *Notomastus latericeus* SARS. Cette dernière espèce est considérée par de ST-JOSEPH (1894) comme identifiable à l'*Arenia cruenta* de QUATREFAGES (1865) que cet auteur considérait comme un Clyménien. Chez ces deux espèces le liquide est formé d'un plasma incolore dans lequel baignent un grand nombre de globules rouges. Ces globules, parfaitement circulaires, se présentent comme des disques très minces de 15 à 30 μ de dia-

mètre, la dimension la plus courante étant de 20 μ . Vus par la tranche, ils ont l'aspect de fuseaux très allongés. Ils ne sont point en effet d'épaisseur uniforme, comme le dit EISIG, mais légèrement bombés vers le centre par suite de la présence d'un noyau qui est lenticulaire et assez aplati. Ce dernier ne détermine en effet qu'une légère saillie n'altérant que faiblement la minceur du corps cellulaire qui ne mesure guère que 4 μ d'épaisseur dans la région centrale (pl. III, fig. 5 et 6).

Le noyau, présentant un réseau avec des grains de chromatine régulièrement distribués, n'est pas visible sur le vivant et ne le devient que par un début d'hémolyse.

Le corps cellulaire est fortement teinté par l'hémoglobine; chez certains individus il paraît homogène. Chez d'autres il contient des granulations parfois volumineuses qu'EISIG (1887) a considérées à juste titre comme de nature excrétrice. Ces grains d'excrétion présentent une apparence différente suivant les individus. Sur certains ils sont clairs, réfringents, sur d'autres ils présentent une coloration brune.

Ces granulations ont un certain degré de basophilie. Elles se colorent en bleu ou en vert par le bleu de méthylène et les éosinates de bleu et d'azur. L'hémalum les teinte également.

Les petits grains réfringents incolores représentent, à mon sens, le premier état des granulations brunes qui sont colorées ensuite superficiellement par un pigment que EISIG a considéré comme d'origine hémoglobique. Ces granulations, au nombre de 1 à 10 ou 12, peuvent devenir très volumineuses et remplir presque complètement l'hématie, réduite comme chez la *Terebella lapidaria* a un sac rempli de grains dont j'ai montré la nature purique.

Chez *Notomastus Benedeni* et *latericeus*, ces grains d'excrétion se colorent par les colorants vitaux comme le bleu de méthy-

lène et le bleu de crésyl brillant. Chez *Notomastus latericeus* ce dernier colorant détermine un certain degré d'hémolyse. Les hématies se gonflent, deviennent des disques plus épais. Les grains d'excrétion se colorent vivement en bleu, le noyau étant à peine visible (pl. I, fig. 8 et 9.)

J'ai constaté que le bleu de crésyl brillant décèle dans l'hématie des granulations qui ne sont pas visibles par d'autres méthodes. Ces granulations, très fines, apparaissent en bleu vif. Elles correspondent sans doute à des sortes de plastes précédant les grains d'excrétion.

Plus poussée, la coloration vitale montre dans l'hématie un réseau à larges mailles dont les branches, à disposition étoilée, viennent s'insérer sur la crusta périphérique.

Contrairement à l'affirmation d'EISIG, il existe une membrane cellulaire, une crusta, qui, si elle n'est pas visible sur le vivant, le devient par l'action de certains réactifs comme les solutions hypertoniques et de certains colorants comme le vert de méthyle.

Certaines méthodes comme le TRIBONDEAU employé en surcoloration, l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN colorent sur les frottis une ligne de contour qui répond à la membrane ou plutôt à cette différenciation marginale qui est la strie bordante. Il suffit d'examiner des coupes à la paraffine pour ne pouvoir douter de l'existence d'une crusta.

Les hématies des Capitelliens, dont les bords sont si minces qu'elles ont un aspect lamelleux, sont flexibles et malléables, mais leur élasticité m'a paru moindre que chez d'autres formes de Polychètes. Il est fréquent, en effet, de voir les hématies de *Notomastus* pliées en deux suivant un diamètre de cercle ou présentant seulement une ou plusieurs flexions sans aucune tendance au retour vers la position d'équilibre (pl. III, fig. 8 et 9.)

Ce repliement des bords est la conséquence de la minceur de ceux-ci. Sous l'influence de l'hypertonie du milieu à laquelle les hématies des Capitelliens sont très sensibles, cette tendance au repliement des bords s'accroît au point que beaucoup d'hématies prennent des formes anguleuses, celles de carrés ou de triangles à base courbe. Sur les cellules ainsi traitées, le noyau reste invisible.

Les hématies sont chargées d'hémoglobine, comme l'avait vu EISIG sur plusieurs espèces par la réaction de TEICHMANN. J'ai vérifié la présence de ce pigment par la même méthode chez le *Notomastus latericeus*.

Le cytoplasme de l'hématie montre sur les coupes une disposition semblable à celle qui est décelée par les colorants vitaux. On a une membrane nette, brillante, réfringente, entourant un corps cellulaire creusé de vacuoles. Le noyau est entouré d'un peu de cytoplasme granuleux à grains oxyphiles et des filaments protoplasmiques rayonnent autour du noyau vers la crista.

Sur les frottis, les hématies se colorent vivement en rouge brique brillant par l'éosine, en bleu verdâtre par le bleu de UNNA. Dans un mélange d'éosine et d'orange G elles prennent l'orange.

Passons à l'étude des phénomènes d'hémolyse particulièrement intéressants à observer dans ces hématies si minces qu'on peut les déclarer lamelleuses.

En ajoutant peu à peu de l'eau distillée au liquide coelomique, on voit les hématies s'épaissir progressivement pour prendre la forme d'un ménisque concave-convexe, puis celle d'une sphère. A mesure qu'elles tendent vers la forme sphérique, leur diamètre décroît. La membrane est alors bien visible, et la cellule se décolore, le noyau apparaît. Les granules intérieurs et même le noyau sont repoussés vers la périphérie et on constate

que ces granules, jusqu'alors immobiles, sont animés de vifs mouvements provoqués sans nul doute par les courants de diffusion. L'hématie est alors transparente et incolore. Son diamètre est égal à environ la moitié de son diamètre primitif. Il m'a paru que la résistance à l'hémolyse était plus grande chez *Notomastus* que sur d'autres espèces de Polychètes.

Toutefois, si l'eau distillée est ajoutée brusquement et en abondance au liquide cavitare, on observe une véritable explosion du globule dont le noyau et les grains d'excrétion sont expulsés.

Parmi les hématies, on rencontre en assez grand nombre chez certaines espèces de petits corps arrondis mesurant seulement 4, 5 ou 6 μ et visiblement chargés d'hémoglobine. Ces microcellules sont dépourvues de noyau. Il est difficile de se prononcer sur la valeur de ces microcellules qui représentent peut-être des fragments d'hématies, des microcytes (pl. III, fig. 7.)

On trouve en outre des cellules ayant l'aspect de lymphocytes qui sont sans nul doute des hématies jeunes. Elles présentent un gros noyau clair [avec des grains de chromatine fins et dispersés. Le cytoplasme qui forme tout d'abord une couche très mince présente très tôt des réactions colorantes qui prouvent l'apparition précoce de l'hémoglobine. Ces cellules présentent des mouvements amiboïdes qui ne tardent pas à disparaître par suite de l'apparition d'une membrane cellulaire. Ces cellules se forment en certains points spéciaux du revêtement péritonéal. Nous y reviendrons ultérieurement (pl. I, fig. 12 et pl. III, fig. 4).

Leucocytes : Les leucocytes des Capitelliens sont mal connus. Ils ont été étudiés assez sommairement par EISIG (1887) qui me semble avoir mal compris le sens de leur évolution. A propos des granulocytes dont il n'a pas étudié les réactions

colorantes, il est bref et confus. KNOLL (1893) a décrit chez les Capitelliens des granulocytes à grains oxyphiles.

Les leucocytes les plus nombreux, ceux qui frappent à première vue dans le liquide coelomique des Capitelliens, ce sont des granulocytes qui sont volumineux. Ils ont un diamètre de 25 à 30 μ , c'est-à-dire une taille analogue ou un peu supérieure à celle de la moyenne des hématies. Mais étudions tout d'abord les formes hyalines.

On observe en premier lieu de petits lymphocytes à noyau volumineux entouré d'une mince écorce de cytoplasme. Cette écorce est parfois si mince que ces leucocytes prennent l'apparence de noyaux nus. Ils ne représentent point, comme le pensait EISIG, des stades de division des leucocytes plus volumineux. Ceux-ci proviennent de la croissance des précédents. Leur cytoplasme est clair, hyalin et se colore en rose par les éosinates de bleu et d'azur.

A côté de ces leucocytes on trouve des granulocytes de plusieurs types : tout d'abord de petits granulocytes à peine plus gros que des lymphocytes (7 à 8 μ) présentant des grains arrondis et franchement oxyphiles, se colorant en rose par l'éosine après fixation par la chaleur.

A côté de ces granulocytes on en trouve d'un peu plus volumineux dont les granulations présentent une tendance évidente à la basophilie.

A mesure que le volume de ces leucocytes s'accroît, la basophilie des granulations s'accroît. Le nombre de celles-ci augmente, mais elles restent petites.

Dans les plus grandes formes, les granulations sont bleues par le TRIBONDEAU et le polyéosinate d'HOFFMANN-LAROCHE. Les grains se colorent de même par le vert de méthyle, le bleu de méthylène. Ils prennent l'hémalum avec intensité (pl. III, fig. 13).

Ces leucocytes peuvent atteindre 25 à 30 μ . Ils possèdent un noyau petit, compact, fortement colorable et ne montrant aucune structure.

La basophilie ou l'ampho-basophilie des granulations leucocytaires est une chose assez rare pour mériter d'être signalée. Elle n'avait été notée ni par EISIG (1887) ni par KNOLL (1893).

III. — Glycériens : — *Glycera tessellata*. Grube, *Glycera convoluta* Kef. *Glycera capitata*, Ærsted.

Les Glycériens ont été détachés par GRUBE (1850) de la famille des Néréides de Savigny. Ces Polychètes sont remarquables par l'absence complète d'appareil circulatoire, détail dont on ne s'est rendu compte qu'assez tard, puisque de QUATREFAGES (1865) va jusqu'à décrire chez eux un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral qui n'existent point. Ce fait est d'autant plus étonnant que c'est à QUATREFAGES (1850) qu'on doit la découverte des hématies de la lymphe périviscérale qu'il observa sur deux espèces de Glycères de St-Vaast.

Vers la même époque, WILLIAMS (1852) chez *Glycera alba* constata aussi la présence de globules rouges dans la lymphe périviscérale pénétrant dans la cavité des branchies, mais il croyait à l'existence d'un sang incolore et dépourvu de corpuscules. GRUBE, KEFERSTEIN, CLAPARÈDE avaient cependant établi avant la publication du Traité de QUATREFAGES l'absence de vaisseaux chez les Glycériens.

RAY LANKESTER montra en 1872 au moyen du spectroscope que les globules rouges des Glycériens étaient chargés d'hémoglobine, contrairement à l'opinion de KRUKENBERG qui les supposait chargés d'hémérythrine. J'ai pu confirmer qu'il s'agit bien d'hémoglobine, car ces globules m'ont fourni des cristaux de TEICHMANN typiques.

Après QUATREFAGES, les hématies des Glycériens ont été étudiées sommairement au point de vue cytologique par GROBBEN (1888), WIREN (1889), M. CUÉNOT (1891) et avec plus de détails par GOODRICH (1898) et M. KOLLMANN (1908).

M. CUÉNOT (1891) décrit les hématies de *Glycera siphonostoma* comme des vésicules aplaties, irrégulièrement ovoïdes, à profil fusiforme. En 1898, GOODRICH, étudiant les néphridies et les organes ciliés des genres GLYCERA et GONIADA, eut l'occasion de faire quelques observations sur le liquide coelomique. Chez *Glycera convoluta* il trouve un grand nombre d'hématies discoïdes fortement teintées par l'hémoglobine; chez *Glycera siphonostoma* les hématies seraient faiblement colorées, de forme très irrégulière et présentant des prolongements amiboïdes. Les hématies normales seraient rares et ne se rencontreraient que chez les jeunes. Il décrit avec soin ces pseudopodes et aurait même observé la phagocytose de grains colorés, déclarant que chez la *Glycera siphonostoma* les hématies remplissent le rôle de leucocytes, ce qui est assez surprenant.

Chez *Gl. unicornis* les hématies seraient aussi amiboïdes. GOODRICH cite ces deux cas comme des exemples uniques de phagocytose par des cellules hémoglobiques. Nous aurons l'occasion de revenir sur ces faits.

M. KOLLMANN (1908) étudie de façon plus précise les hématies de *Glycera gigantea* et *convoluta* ainsi que de *Goniada maculata*.

Recherches personnelles:

J'ai repris l'étude cytologique des éléments du liquide cavitaire chez *Glycera tessellata*, GRUBE, *Glycera convoluta* KEF, *Glycera capitata* ØRSTED, mais j'ai surtout étudié la première espèce qui est abondante dans l'étang de Thau.

Les hématies des Glycériens ont une forme nette et constante en dehors des altérations qui se produisent sous des influences minimes. On peut les comparer à des disques biconcaves à bords mousses souvent incurvés en écuelle. Parfaitement circulaires, lorsqu'ils sont vus à plat, on se rend compte facilement que les faces sont déprimées avec une légère saillie centrale répondant au noyau (pl. III, fig. 14 et 15). La forme ovoïde répond à une vue oblique ou à un début d'altération, au moins dans les espèces que j'ai étudiées, altération qui aboutit presque instantanément à la forme de cloche si on ne prend des précautions spéciales.

Les dimensions des hématies sont assez variables chez un même individu et peuvent aller de 7 à 40 μ , les plus nombreuses ayant de 25 à 30 μ pour une épaisseur quatre ou cinq fois moindre. M. KOLLMANN donne 40 à 60 μ chez *Glycera siphonostoma*, plus encore chez *Gl. gigantea* et 100 μ chez *Goniada maculata*. Les hématies de *Glycera tessellata* sont donc plus petites que celles de ces trois espèces (pl. III, fig. 16 et 17).

La coloration jaune de l'hématie est assez prononcée même à un fort grossissement, ce qui indique une richesse relativement grande en hémoglobine. L'hématie est entourée d'une membrane très nette, indiscutable qui se voit particulièrement bien sur les coupes minces où j'ai pu la colorer vivement par l'éosine et par la laque ferrique, mais peut être décelée aussi sur les frottis, lorsque la membrane s'est rompue pour laisser échapper son contenu.

Cette membrane est douée d'une certaine élasticité, car tout en maintenant la constance de la forme, elle permet l'étirement et la déformation passagère de l'hématie dont le contenu est en grande partie liquide. Cette élasticité ainsi que la forme même de l'hématie sont sous la dépendance du cerceau marginal qui fait partie de la membrane.

Le noyau est invisible sur le vivant et ne le devient que par un début d'hémolyse. Il est généralement sphéroïdal, mais se montre souvent irrégulier même sur le vivant. Le réseau nucléaire y est serré avec une chromatine en grains volumineux, ce qui lui donne un aspect sombre et fortement colorable. Souvent même, il est compact et présente un aspect pycnotique (pl. I, fig. 13 et 14).

J'ai constaté fréquemment dans les hématies des Glycériens des phénomènes d'amitose déjà aperçus par M. KOLLMANN. Le noyau est souvent étranglé en haltère ou déformé en croissant ou en fer-à-cheval. Il n'est pas rare de rencontrer des hématies présentant deux noyaux nettement séparés et ces deux noyaux peuvent être inégaux (pl. I, fig. 15 à 20).

La taille du noyau est presque invariable, des hématies jeunes aux hématies adultes; elle est même souvent plus petite sur les hématies âgées.

Bien fixé sur les frottis comme sur le vivant, le discoplasme semble homogène. Nous avons vu qu'il est semi-liquide sur le vivant. Il présente quelquefois des grains très fins après fixation qui se montrent colorables en rouge par l'éosine et en orange par le triacide d'EHRlich. Peut-être ces grains sont-ils les mêmes que ceux qu'on peut apercevoir en faisant agir le mélange benzidine-eau oxygénée sur les hématies fraîches.

On trouve dans le cytoplasme des hématies des grains sphériques en général petits et peu nombreux qui ont été signalés par M. CUÉNOT (1891) et revus par M. KOLLMANN (1908). M. CUÉNOT a vu ces granulations animées de mouvements browniens sur les jeunes hématies, immobiles sur les hématies plus âgées. M. KOLLMANN les rapproche des granulations décrites par EISIG dans les hématies des Capitelliens.

Chez *Glycera tessellata*, ces grains d'excrétion de volume variable sont généralement petits. Très réfringentes, ces granu-

lations présentent une teinte jaunâtre sur le vivant, mais cette teinte est toujours pâle et ne peut être comparée à celle des grains bruns des Capitelliens et de la *Terebella lapidaria*. Ces grains se colorent ici aussi par les colorants vitaux et après fixation par les couleurs basiques. Ils sont bleus par les éosinates de bleu et d'azur. J'ai constaté de plus qu'ils donnent la réaction des peroxydases par le mélange benzidine-eau oxygénée (pl. III, fig. 16 et 17).

Quant aux petites hématies, les granulations y sont très fines, incolores et souvent absentes. Je n'y ai point vu de mouvements browniens. J'ai, par contre, observé nettement aussi bien sur les petites hématies que sur les grosses des mouvements très nets de ces granulations pendant l'hémolyse, mouvements causés certainement par des courants de diffusion. Or, comme le laquage se produit sous des influences très légères, il est fort probable que les mouvements browniens signalés par M. CUÉNOT ne sont que la manifestation des courants de diffusion.

En dehors des grains d'excrétion, j'ai constaté l'existence dans les hématies de *Glycera tessellata* de minuscules sphérules graisseuses que j'ai pu colorer par le Soudan III.

Si on ajoute peu à peu de l'eau distillée au liquide célo-mique, on voit les hématies changer tout d'abord de forme. Elles prennent l'aspect d'une cloche, puis d'une sphère qui garde quelque temps encore une sorte de cicatrice, trace de la face excavée. La transformation sphéroidale est brusque, si l'eau distillée est ajoutée en abondance. Il faut noter ici que la forme sphérique est celle qu'on observe sur les coupes même bien fixées, mais ce n'est point là une forme normale.

L'hématie devenant sphérique et se décolorant peu à peu, le noyau devient net et on aperçoit dans l'hématie de nombreuses granulations fines, irrégulières, colorées en jaune qui

sont sans doute des grains d'hémoglobine correspondant probablement aux grains irréguliers et oxyphiles qu'on observe sur les coupes.

La membrane se voit de plus en plus nettement, pendant qu'on voit fuser au dehors l'hémoglobine qui semblait exister à la fois sous forme liquide et sous forme de granulations. Lorsque l'hématie est totalement décolorée, les grains jaunes irréguliers ont disparu. L'hématie apparaît alors comme un globe de cristal muni d'un noyau très net et de granulations réfringentes qui, repoussées par la pression, semblent accolées à la membrane cellulaire.

Dans cet état d'hémolyse, les colorants vitaux colorent ces granulations et un réseau qui m'a paru être superficiel et correspond peut-être à la *substance granulo-filamenteuse* des hématies des Vertébrés.

En ajoutant du toluène au liquide coelomique sous lamelle, les hématies diminuent brusquement et notablement de volume pendant que l'hémoglobine passe rapidement et de façon très visible dans le milieu extérieur. Il est à noter que dans ce cas l'hématie abandonne son hémoglobine sans se gonfler d'eau.

J'ai remarqué dans toutes mes expériences que les hématies sont hémolysées d'autant plus vite que leur diamètre est plus faible.

En milieu hypertonique, l'hématie devient irrégulière et frisée et bosselée, prenant l'apparence d'un grain de raisin sec. Il est fort probable que GOODRICH (1898) a pris ces bosselures pour des pseudopodes lorsqu'il parle de l'amiboïsme et même de la phagocytose des hématies des Glycériens. Sa figure 22, planche 33 est caractéristique à cet égard, montrant des pseudopodes à nervures qu'on peut faire apparaître facilement en traitant les hématies par des solutions hypertoniques, la ner-

vure étant due au repliement de la membrane du globule à la limite de deux dépressions.

En traitant les hématies des Glycériens par le mélange benzidine-eau oxygénée, j'ai constaté comme, il fallait s'y attendre, une coloration intense de ces cellules en bleu violacé, l'hémoglobine se comportant, on le sait, comme une peroxydase vis-à-vis du réactif de MADELUNG.

Si on opère de façon très ménagée, on assiste tout d'abord à la coloration de la membrane cellulaire, puis à celle des grains irréguliers qui se trouvent à l'intérieur. Enfin l'ensemble du cytoplasme prend une teinte si foncée que le noyau se trouve masqué.

La même opération effectuée sur des hématies préalablement hémolysées montre une coloration intense du noyau des hématies et des hématies seules. Le noyau des leucocytes et des autres cellules du liquide cavitaires demeure incolore, indiquant peut-être, comme je l'ai supposé, que ce dernier contient de l'hémoglobine et que celle-ci est d'origine nucléaire.

La benzidine colore en outre les grains du cytoplasme des *solénocytes*, ces curieuses cellules décrites par GOODRICH (1898) dans les néphridies des Glycériens et que FAGE (1906) a réétudiées; ces cellules sont pourvues d'un corps cellulaire arrondi et très réduit et d'une longue collerette contenant un flagelle et jouant le rôle de flamme vibratile.

Quoique ayant observé un grand nombre de figures d'amiotose dans les hématies des Glycériens, je ne puis affirmer qu'il s'agisse là d'un mode normal de multiplication de ces éléments. La chose est cependant possible et j'ai noté que les hématies pourvus de deux noyaux nettement séparés étaient des hématies volumineuses (pl. I, fig. 15 à 20).

Les formes jeunes des hématies se rencontrent en grand nombre dans les organes particuliers décrits sous le nom d'or-

ganes phagocytaires et connus depuis les recherches de CANTACUZÈNE (1897) et de FAGE (1906). Cet organe, qui, d'après FAGE serait annexé à la néphridie, possède un réticulum comme un organe lymphoïde vrai. On y trouve en grand nombre des éléments arrondis qui ont les dimensions, les caractères nucléaires, les réactions colorantes des lymphocytes et des jeunes hématies qu'on trouve dans l'hémolymphe.

Employant l'hématoxyline ferrique et le TRIBONDEAU j'ai pu mettre en évidence dans un grand nombre des cellules de cet organe un filament colorable qui les identifie avec les *cellules énigmatiques* de KOLLMANN.

Aussi bien dans les organes lymphoïdes que dans le liquide cavitaire parmi les hématies, on trouve en grand nombre chez certains individus des cellules qui ont été découvertes par M. KOLLMANN (1908), chez les Glycériens. Cet auteur les a désignées sous le nom de *cellules énigmatiques*.

Ces singulières cellules qui seraient amiboïdes, sont caractérisées par la présence de « capsules incomplètes, concentriques au noyau et fortement acidophiles ». Il considère qu'il ne s'agit pas là d'artifices de préparation, puisqu'on peut les observer sur le frais, ni de parasites, car on les trouve chez tous les individus d'une même espèce aussi bien dans l'Océan que dans la Méditerranée, mais il ne peut se prononcer sur la signification de ces singulières formations.

J'ai repris l'étude de ces cellules et voici le résultat de mes observations : comme je l'ai indiqué, j'ai constaté leur existence dans les organes lymphoïdes. J'ai noté qu'elles sont sinon très altérables, du moins difficiles à bien fixer. Le Zenker additionné de formol est le liquide fixateur qui m'a donné les meilleurs résultats à ce point de vue.

Ces cellules, qui forment parfois des masses considérables, ont une forme irrégulière, le plus souvent aplaties et vague-

ment discoïdes. Elles ont de 6 à 30 μ . chez la *Glycera tessellata*. Elles sont caractérisées par la présence d'un filament, continu qui se dissocie facilement en fibrilles. Ce filament formé de fibrilles est annulaire et entoure le noyau ou suit le bord même de la cellule, mais le plus souvent il se trouve retracts à l'intérieur. Ce filament est acidophile, il est vivement colorable par les colorants acides et la laque ferrique. Par les éosinates de bleu et d'azur il se colore en rose vif (pl. IV, fig. 7, 8 et 9).

Le cytoplasme de la cellule dont la forme est celle d'un disque ou d'une cupule se montre acidophile. Il est colorable par la fuchsine dans la méthode d'EHRlich, qui colore les hématies en orange.

Quelle est la signification de ces *cellules énigmatiques* qu'on trouve en si grand nombre dans les organes lymphoïdes aussi bien qu'à l'état de liberté dans le liquide cavitaires.

Je les considère comme des hématies jeunes partiellement hémolysées. Par suite de cette hémolyse, la cellule se montre moins acidophile et le *filament marginal* (*Randreifen*) devient visible. J'ai observé la division par mitose de ces cellules avec étranglement en 8 du filament à la télophase.

Pour démontrer la manière de voir indiquée ci-dessus je signalerai tout d'abord ce fait qui ressort de l'examen des dessins de M. KOLLMAN lui-même, c'est que le diamètre des *cellules énigmatiques* est proportionnel à celui des hématies. Elles sont très grandes chez la *Glycera gigantea* QFG et la *Goniada maculata* AUD et EDW dont les hématies ont elles-mêmes de grandes dimensions. Elles sont notablement plus petites chez la *Glycera convoluta* KEF dont les hématies sont plus petites. De même chez la *Glycera tessellata*.

J'ai pu sur des coupes bien fixées observer tous les passages entre l'hématie adulte et les cellules altérées munies d'un filament marginal. On peut du reste déterminer expérimentale-

ment l'apparition de semblables cellules en traitant un frottis de liquide cavitair de *Glycera tessellata* par une demi-dessiccation, en fixant alors par le liquide de REGAUD, maintenant ensuite le frottis pendant une semaine dans une solution de bichromate de potasse, puis colorant à l'hématoxyline au fer. On peut arriver à transformer toutes les hématies du frottis en cellules montrant un filament marginal plus ou moins dissocié et retracts.

Toutes ces constatations sont favorables à l'hypothèse que les cellules de KOLLMANN représenteraient des hématies jeunes ou adultes altérées. Leur présence en des lieux éloignés dans tous les individus d'une même espèce, incompatible avec l'idée d'un parasite, se trouve ainsi expliquée.

Leucocytes : Les leucocytes des Glycériens ne sont guère connus que par ce qu'en dit M. KOLLMANN (1908) qui note leur rareté relative (1 p. 100 hématies). Cet auteur distingue des leucocytes hyalins et des leucocytes granuleux volumineux à granulations amphophiles.

Chez *Glycera tessellata*, j'ai rencontré des leucocytes de plusieurs types :

Les leucocytes hyalins sont les uns de petite taille, les autres plus volumineux. Les premiers sont des lymphocytes (stade I de KOLLMANN). Ils se présentent comme de petits leucocytes amiboïdes de 8 μ environ, munis d'un noyau plus volumineux que celui des plus grosses hématies et aussi plus clair. Le cytoplasme est légèrement basophile. Ces lymphocytes sont souvent agglutinés en masse et montrent assez fréquemment des figures de mitose.

Les gros leucocytes hyalins peuvent atteindre 60 μ et présentent en général une taille de 15 à 20 μ . Leur cytoplasme se colore en rose par les colorants neutres à base d'éosinates. Chez les plus volumineux le cytoplasme est chargé de goutte-

lettes graisseuses, d'où un aspect vacuolisé sur les coupes, et le noyau donne des signes de dégénérescence.

Les grands leucocytes hyalins sont amiboïdes et phagocytaires comme les lymphocytes. Leur pouvoir phagocytaire est même très marqué et s'exerce parfois avec activité. Peut-être s'agit-il là d'un processus normal de destruction des hématies usées. J'ai vu fréquemment en effet des leucocytes ayant englobé une des deux hématies dont le noyau se montrait homogène et fortement colorable. Chez certains individus, ces figures de phagocytose sont fréquentes. Finalement, l'hématie digérée par le leucocyte se désagrège en grains éosinophiles (pl. I, fig. 5).

Dans le cytoplasme de quelques leucocytes hyalins j'ai observé quelques rares granulations azurophiles.

A côté des leucocytes hyalins, on trouve des leucocytes granuleux en proportion variable. Parfois rares, ils sont quelquefois prédominants. Généralement ovoïdes sur les coupes, ils sont souvent allongés en larmes sur les frottis. Leur volume est variable. Ils sont parfois très petits, ce qui tend à prouver qu'il ne faut point, comme l'ont fait certains auteurs, considérer les leucocytes granuleux comme des leucocytes hyalins au stade II vieilliss et ayant acquis des granulations.

Les granulations apparaissent alors que le leucocyte est encore au stade de lymphocyte. Ces leucocytes peuvent atteindre jusqu'à 30 et 40 μ de diamètre. Leur noyau, de structure moins serrée que celui des hématies est deux ou trois fois plus volumineux et se montre moins fortement colorable.

Observant avec soin les réactions colorantes des granulations très fines de ces leucocytes (1 μ et même moins), j'ai noté l'exactitude de l'observation de M. KOLLMANN relative à l'ampophilie, au moins pour certaines variétés de ces leucocytes.

Chez les plus petits granulocytes en effet, comme nous l'avons vu chez les Capitelliens, les granulations sont très fines et franchement acidophiles. Puis ces granulations grossissent et deviennent amphophiles avec prédominance de basophilie. Elles se montrent colorables en violet par les colorants neutres à base d'éosinates, en violet aussi par le bleu de UNNA, en bleu violet par le vert de méthyle. Par l'hématéine-éosine, elles se colorent en rose.

A côté de ces granulocytes, j'en ai rencontré d'autres plus volumineux (30 à 40 μ) dont les granulations sont encore fines (1 μ) et présentent une amphophilie très nette. Elles sont de plus sidérophiles. A mesure que les leucocytes augmentent de volume, les granulations deviennent plus franchement basophiles et présentent une métachromasie très nette avec le vert de méthyle (pl. I, fig. 38).

J'ai observé une autre variété de granulocytes, beaucoup plus rares et plus volumineux (40 à 50 μ) dont les grains plus gros (2 μ) ont une forme arrondie et se montrent nettement éosinophiles.

Enfin, on rencontre dans le liquide cavitaire, parfois jusque dans la trompe, des leucocytes volumineux à granulations assez grosses, difficilement colorables et présentant une teinte naturelle jaune brun. Il s'agit sans nul doute de grains d'excrétion et il faut rapprocher ces leucocytes des leucocytes granuleux décrits par GOODRICH dans le sac néphridial et dans son cœcum.

Leur noyau est souvent irrégulier et en forme de fer-à-cheval.

On trouve donc chez les Glycériens quatre espèces principales de granulocytes :

1° Les petits leucocytes à fines granulations oxyphiles

2° Les grands leucocytes à gros grains oxyphiles ;

3° Les grands leucocytes à fines granulations amphophiles
basophiles (les plus répandus) ;

4° Les leucocytes à grains jaunes.

DEUXIÈME PARTIE

ORGANES HÉMATOPOIÉTIQUES ET CORPS CARDIAQUE. ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIQUE

CHAPITRE PREMIER

LES ORGANES HÉMATOPOIÉTIQUES ET LES ORGANES PHAGOCYTAIRES

Une étude sur le sang eût été incomplète, si se contentant d'envisager l'évolution des éléments du sang, on n'eût pas recherché chez les Polychètes des organes lymphogènes plus ou moins comparables à ceux qui sont connus chez les Vertébrés et chez quelques Invertébrés. Ont été considérés comme tels des amas de leucocytes observés chez quelques espèces, le plus souvent en relation intime avec les néphridies.

En 1885, KUKENTHAL avait signalé l'existence de leucocytes accumulés en certains points du péritoine chez les Térébelliens et les Néréidiens. Ces amas furent retrouvés par MEYER (1887) qui les a décrits et figurés avec soin chez la *Lanice conchilega* et la *Polynnia nebulosa* au voisinage du pavillon néphridien, à son bord interne, sur un cordon conjonctif ou un vaisseau adhérent à ce bord.

M. CUÉNOT (1891) a retrouvé des amas comparables chez le

Polycirrus pallidus également situés sur un petit tractus conjonctif aboutissant à l'entonnoir vibratile. Sur certains individus M. CUÉNOT a constaté leur absence. Il en conclut qu'ils n'existent pas à l'état constant dans cette espèce et ne se forment que quand l'organisme a besoin d'amibocytes.

Chez une *Marphysa* indéterminée, M. CUÉNOT a observé aussi des amas lymphatiques, émettant des pseudopodes sur les vaisseaux sanguins allant du vaisseau ventral aux pieds, au niveau de chaque septum. Il décrit également dans le voisinage des organes segmentaires de tels amas chez le *Chætopterus varipedatus* et chez l'*Aphrodite aculeata* sur les septums reliant la base des pieds au tube digestif et au cœcum.

MALAQUIN (1893) a retrouvé sur le tube néphridien des Sylliens un amas inconstant de lymphocytes.

KOWALEVSKY (1889 et 1896) a montré que les amas lymphatiques des Néréidiens sont capables d'absorber les grains de carmin. Il les nomma, à cause de cela, organes phagocytaires et les retrouva chez plusieurs Néréidiens. Ces organes furent considérés comme une agglomération de leucocytes par GOODRICH (1893). CANTACUZÈNE (1897), injectant du carmin à plusieurs espèces de Polychètes, a constaté que les grains de ce colorant sont phagocytés par les amœbocytes, les cellules endothéliales du cœlome, les amas lymphoïdes et les cellules néphridiales.

Chez les *Nephtys* et le *Spirographe* il existerait une glande parapodiale diffuse, chez l'*Arenicole* une paire de gros anneaux lymphoïdes dans chaque segment pourvu de néphridie.

Il est remarquable de constater cette relation constante entre les néphridies et les organes décrits comme lymphogènes. FAGE (1906) y a insisté de façon particulière, décrivant un *reticulum* surtout marqué chez la *Glycera gigantea* QFG. qui en fait un organe lymphoïde typique. Il y a observé des hématies et des leucocytes semblables à ceux de la cavité générale.

Chez les *Nephtydiens*, il a observé aussi une trame conjonctive à larges mailles et des mitoses nombreuses. Il admet avec réserve qu'il s'agit là d'une glande lymphatique. Chez l'*Hesione pantherina*, il décrit un organe phagocytaire pourvu de cellules contenant des débris phagocytés.

M. KOLLMANN (1908) a observé chez la *Glycera* et chez la *Nephtys Hombergii* dans l'organe phagocytaire des leucocytes granuleux semblables à ceux de la cavité générale et y a observé parfois des mitoses. Il considère ces organes comme des organes lymphogènes vrais, ayant la structure lymphoïde typique.

Il n'a pas trouvé d'organes comparables chez les Syllidiens et les Eunicieus.

En opposition avec cette conception qui considère les organes juxtanéphridiaux comme des organes lymphoïdes, se trouve l'opinion de GOODRICH (1898) et de WILLEM et MINNE (1899) qui ont combattu les vues de KOWALEWSKY, considérant ces organes comme des accumulations mécaniques de phagocytes déterminées par le voisinage de l'organe vibratile accompagnant la néphridie des Néréidiens.

Recherches personnelles :

Quoique n'ayant point recherché systématiquement les organes lymphogènes, j'ai pu faire cependant à leur sujet quelques observations.

J'ai retrouvé les organes juxtanéphridiaux chez les Térébelliens et chez les Glycériens. Chez ces derniers, je suis arrivé à me convaincre qu'il faut distinguer entre les amas juxtanéphridiaux proprement dits, qui sont formés de leucocytes chargés de débris phagocytés attirés peut-être vers la néphridie par une sorte de tactisme ou par le mouvement des cils de l'organe cilié. J'ai observé surtout à ce niveau les leucocytes que

j'ai décrits sous le nom de *leucocytes à grains jaunes* dont le rôle excréteur est évident.

Indépendamment de ces amas, j'ai noté l'existence dans chaque rame d'organes assez volumineux allongés suivant leur grand axe et dont la composition cytologique est différente. Ces organes sont formés de petites cellules de 6 à 10 μ . ayant tous les caractères des *cellules de KOLLMANN* sur lesquelles nous nous sommes expliqués. Ces organes sont parfois très volumineux, formés d'un grand nombre de cellules, ils peuvent s'étendre sur plusieurs segments. Ces cellules, comme nous l'avons vu, doivent être considérées comme de jeunes hématies. On les voit s'égréner dans le coelome autour de ces organes.

En dehors de ces éléments, on y observe des cellules claires, indifférentes, ayant les caractères histologiques d'*hémocytoblastes*. On y rencontre aussi de jeunes ovocytes.

Chez la *Johnstonia*, parmi les Maldaniens, j'ai noté l'existence d'amas leucocytaires autour des néphridies. Il s'agit le plus souvent de leucocytes hyalins assez volumineux. Certains d'entre eux ont un cytoplasme clair; d'autres contiennent des granulations arrondies d'un brun vert et des concrétions en tout semblables à celles qu'on trouve dans les cellules chloragènes et dans de nombreuses cellules du revêtement péritonéal.

On voit de semblables amas de leucocytes dans les dépressions qui délimitent entre eux les muscles longitudinaux ainsi que dans le voisinage des points d'insertion des mésentères.

Chez l'*Amphitrite rubra*, on trouve, en certains points du péritoine, sur les muscles obliques, par exemple, des épaisissements. On voit les cellules péritonéales devenir hautes, prendre des caractères d'hémohistoblastes. Les noyaux se divisent alors de façon répétée pour donner des éléments beaucoup plus petits, de 5 à 6 μ . de diamètre dont le noyau est arrondi et vivement

colorable. La multiplication des cellules m'a paru se faire suivant le processus de l'amitose par clivage. Je n'ai rien trouvé ressemblant à la mitose. La cellule péritonéale haute est pourvue d'un cytoplasme basophile comme les cellules de taille réduite auxquelles elle donne naissance (pl. V, fig. 1).

Dans la même espèce j'ai indiqué l'évolution particulière que subissent certaines cellules péritonéales qui prennent les caractères d'éléocytes, sans que je puisse affirmer si les éléocytes peuvent se détacher après avoir subi à l'état sessile les phases de leur transformation.

Chez la *Perinereis cultrifera* on observe une semblable transformation des cellules péritonéales qui entourent directement les petits vaisseaux transversaux qui traversent le coelome. Elles puisent évidemment dans le sang vasculaire les substances nécessaires à l'édification de leurs réserves.

Chez la *Nereis diversicolor*, j'ai fait des injections d'indigo-carmin sans résultats précis ; par contre, les injections de carmin m'ont permis de retrouver les organes phagocytaires et j'ai constaté l'englobement des grains du colorant par les jeunes éléocytes.

En ce qui concerne les glandes productrices d'hématies, M. CUÉNOT (1891) avait signalé sur la face ventrale de la *Glycera siphonostoma* une ligne rouge coïncidant avec la chaîne nerveuse. C'est elle que de QUATREFAGES (1865) avait prise à tort pour un vaisseau. Il déclare que « c'est là que se forment les hématies et que c'est aux jeunes cellules qui sont accumulées sur les cordons nerveux qu'est due la teinte rouge visible même au dehors sur l'animal vivant. Un certain nombre d'hématies se pédiculisent, font saillie au milieu des autres cellules et quittent sous cette forme la glande productrice... Les cellules hématiques sont renfermées dans de petits sacs de nature conjonctive attachés sur des cordons nerveux ; leurs parois très

minces se déchirent facilement de façon à laisser passer les hématies mûres ».

En 1897, M. CUÉNOT est moins affirmatif : « Il est possible que ce soit un organe globuligène comme je l'ai supposé dans mon travail de 1891 ».

Or, des recherches auxquelles je me suis livré, il résulte que la gaine de la chaîne nerveuse des Glycériens ne peut être considérée comme un organe globuligène. Au moyen de dissociations et de coupes, j'ai noté que la coloration rouge de la chaîne nerveuse de la *Glycera tessellata* GR. ne provient pas d'hématies jeunes. On trouve bien de loin en loin quelques hématies au contact des cordons nerveux, mais elles n'adhèrent point à ceux-ci. C'est la gaine fibreuse même des cordons qui est colorée en rouge par l'hémoglobine qui l'imprègne de façon diffuse. Cette hémoglobine disparaît rapidement par l'eau distillée.

Il s'agit là d'un fait comparable à ce que nous avons observé pour la chaîne nerveuse des Aphroditien et des Phyllolocien. La présence de l'hémoglobine dans la névroglie est donc un fait assez fréquent chez les Polychètes qui doit être rapproché du même fait constaté par HUBRECHT (1880) chez les Némertiens.

En somme, des observations ci-dessus relatives aux organes hématopoiétiques, je crois pouvoir conclure :

1° Dans beaucoup de familles de Polychètes on constate des accumulations de leucocytes autour des néphridies qui doivent être considérées à cause de leur inconstance et de la nature des leucocytes qu'on y observe comme des accumulations de cellules gorgées de débris ou de grains d'excrétion, attirées vers les néphridies par un tactisme spécial ;

2° En dehors de ces organes, on trouve chez beaucoup d'espèces des épaissements de l'épithélium coelomique le plus

souvent à la surface des petits vaisseaux représentant des organes lymphoïdes vrais. On y observe des cellules jeunes, des mitoses fréquentes et dans certains groupes, comme chez les Glycériens, un réticulum qui en fait des organes lymphogènes véritables ;

3° Ce sont ces organes qui produisent les hématies chez les Glycériens. La teinte rouge de la chaîne nerveuse est due à l'hémoglobine qui imprègne la névroglie.

CHAPITRE II

LE CORPS CARDIAQUE. — HISTOLOGIE ET HISTOPHYSIOLOGIE

I. — HISTORIQUE.

A propos des globules du sang vasculaire, M. CUÉNOT (1891) écrit : « Puisqu'il existe des amibocytes il doit y avoir des glandes chargées de les former, il faut donc nous attendre à en trouver à l'intérieur de l'appareil vasculaire. La plus curieuse et la plus connue est certainement le corps cardiaque qui se trouve dans le vaisseau dorsal de beaucoup d'Annélides ».

La question du corps cardiaque se trouve donc étroitement liée à celle du sang. Par sa situation, par son caractère encore énigmatique, cet organe devait attirer mon attention.

J'ai pu l'étudier dans [plusieurs espèces et grâce à l'histo-chimie fournir sur sa nature et son rôle une interprétation qui n'est pas purement hypothétique comme celles qui ont été fournies jusqu'ici.

Le nom de corps cardiaque a été donné par SALENSKY (1883) à un organe que l'on trouve flottant dans la lumière du vaisseau dorsal chez quelques types de Sédentaires. Un organe analogue existe chez les Oligochètes dans le groupe des Enchytrœides où il a été découvert par MICHAELSEN (1886).

Cet organe se présente chez les Polychètes comme un bâtonnet le plus souvent de couleur sombre qui se trouve fixé en avant et en arrière à la paroi interne du cœur et parfois en d'autres points, mais peut, dans certains cas, être tout à fait libre.

Il semble que le corps cardiaque a été entrevu pour la première fois par OTTO (1821) et par DELLA CHIAJE (1828) chez le *Siphonostoma diplochaitos*, puis par KEFERSTEIN (1863) chez les Cirratuliens. Mais c'est CLAPARÈDE (1868) qui en a fait la première description détaillée chez la *Terebella multisetosa* et chez les Cirratuliens. Il a montré que le corps cardiaque était formé de cellules sombres et granuleuses, ce que n'avaient point aperçu ses prédécesseurs.

Chez *Audouinia filigera* (1868 et 1873) il le décrit comme un boyau à paroi plissée formé d'une masse fondamentale où sont disséminés de très fins granulés colorés. Chez la *Terebella multisetosa*, il y a observé, en outre, des noyaux cellulaires.

Le corps cardiaque a été étudié et décrit sous des noms divers par un grand nombre d'auteurs après CLAPARÈDE. De leurs descriptions, il résulte que cet organe se présente comme un cordon simple ou multiple, généralement fixé à ses deux extrémités et parfois en d'autres points aux parois vasculaires.

Rarement il est complètement libre dans la lumière du vaisseau qui est le vaisseau dorsal ou plutôt sa partie élargie connue sous le nom de cœur branchial.

Le corps cardiaque présente, en général, une teinte foncée qui va du brun au vert et au noir, mais quelquefois il est incolore. Cette teinte sombre est due à la présence d'un grand nombre de granulations très fines remplissant les cellules.

Voici la liste des principaux auteurs qui ont décrit le corps cardiaque après CLAPARÈDE : Ed. MEYER (1882) chez le *Polyophtalmus pictus*, V. KENNEL (1882) chez le *Ctenodrilus pardalis*, SALENSKY (1883) chez la larve de la *Terebella Meckelii*, STEEN (1883) chez la *Terebellides Stræmi*, HORST (1885) dans plusieurs espèces du genre *Brada*, JOURDAN (1887) chez le *Siphonostoma diplochætos*, E. MEYER (1887) chez la *Chaetozone setosa*, CUNNINGHAM (1888) chez la *Trophonia plumosa*, plusieurs Térébelliens,

Cirratulus cirratus, M^{lle} BUCHANAN chez l'*Hekaterobranchus* et la larve de *Magelona*, BLÈS (1891) chez le *Siphonostoma*, CUÉNOT (1891) chez la *Nicolea venustula* et la *Terebella lapidaria*, SCHAEPI (1894) chez l'*Ophelia*, MONTICELLI (1897) chez le *Polyophthalmus*, FAUVEL (1897) chez les *Ampharédiens*, PICTON (1898) chez les *Cirratuliens*, les *Chlorémiens*, les *Térébelliens*, CAULLERY et MESNIL (1898) chez la *Dodecaria concharum*, SCHNEIDER (1899) chez l'*Owenia*, de BOCK (1900) chez les *Lumbriculides*, M^{lle} DYRSSEN (1912) chez un certain nombre d'espèces où il avait déjà été décrit et chez l'*Amphitrite rubra*.

Parmi ces travaux les plus importants et ceux qui ont un caractère d'études d'ensemble sont ceux de CUNNINGHAM (1888), de PICTON (1898) et de DE BOCK (1900).

De ces travaux, il résulte que dans l'état actuel de nos connaissances, le corps cardiaque semble avoir une existence absolument générale chez les Térébelliens, Amphicténiens et Ampharédiens, presque générale chez les Cirratuliens et les Chlorémiens. On le trouve isolément dans d'autres familles. les Hermelliens, les Spionidiens les Mageloniens, les Ophéliens.

Dans certains cas comme chez *Magelona*, il serait transitoire et n'existerait qu'à l'état larvaire.

Chez les Oligochètes, il a été découvert par MICHAELSEN (1886) parmi les Enchytréides. DE BOCK (1900) l'a signalé chez le *Lumbriculus*, la *Rhynchelmis*, le *Tubifex* et la *Naïs*.

Des études faites sur le corps cardiaque, rarement très poussées au point de vue histologique se dégagent une impression d'incertitude et d'obscurité, tant sont diverses les opinions émises sur l'origine embryologique, la signification morphologique et le rôle physiologique de cet organe.

Je vais tenter de les résumer brièvement en les groupant pour plus de clarté.

1^o ORIGINE EMBRYOLOGIQUE.

Pour ce qui est de l'origine embryologique, deux opinions se sont fait jour, celle qui considère le corps cardiaque comme une dépendance de l'intestin, celle qui le fait dériver de la paroi vasculaire ou de l'épithélium péritonéal.

1^o *Origine entodermique.* — C'est l'opinion la plus ancienne et pour les Polychètes on peut presque la déclarer antérieure à la découverte du corps cardiaque, puisque OTTO décrivait le cœur chez les Chlorémiens comme un diverticule de l'œsophage, un « *second œsophage* ». CLAPARÈDE considéra le corps cardiaque comme une glande tubuleuse s'ouvrant dans la partie dorsale du pharynx. DELLA CHIAJE le considéra aussi comme en connexion avec le tube digestif. MEYER chez le *Polyophtalmus*, KENNEL chez *Ctenodrilus*, MICHAELSEN chez les *Enchytræides* admettent une telle dépendance. JOURDAN (1887) décrit chez le *Siphonostoma* le corps cardiaque comme un diverticule de l'intestin et le nomme cœcum gastroœsophagien, mais cette dépendance est niée par BLÈS (1892). SCHAEPPI chez *Ophelia*, FAUVEL chez les *Ampharétiens* considèrent aussi le corps cardiaque comme une sorte de glande annexée au tube digestif. Ce dernier auteur a vu la continuité de tissu du corps cardiaque avec l'épithélium de l'œsophage aussi bien chez l'adulte que chez la larve.

La théorie de l'origine entodermique du corps cardiaque a été brillamment soutenue par VEJDOVSKY (1906) chez le *Mesenchytræus moravicus* parmi les Oligochètes.

2^o *Origine mésodermique.* — Moins nombreux sont les auteurs qui ont attribué au corps cardiaque une origine mésoblastique.

SALENSKY dont l'opinion peut offrir quelque crédit, puisqu'il est un des rares à avoir étudié le développement du corps

cardiaque, considère chez la *Terebella Meckelii* que cet organe dérive de l'évagination de la paroi même du cœur et non de l'intestin. Pour CUNNINGHAM, c'est une glande d'origine mésodermique, car il n'a vu aucune connexion avec l'épithélium intestinal. BLÈS est du même avis chez le *Siphonostoma*.

PICTON (1898) chez *Siphonostoma* ne veut point homologuer le corps cardiaque au diverticule de l'intestin qui proémine dans le vaisseau dorsal de *Buchholzia* et d'autres Oligochètes. M^{lle} DYRSSEN (1912) ayant repris récemment la question, de l'observation de stades jeunes, conclut à l'origine mésodermique de cet organe, le rapprochant des valvules décrites dans les vaisseaux de certains Oligochètes. Elle a vu la continuité entre l'épithélium du mésentère, celui des dissépiments et les cellules du corps cardiaque qui seraient des cellules péritonéales émigrées.

DE BOCK (1900) a admis chez les Oligochètes une origine peu soutenable. Il considère le corps cardiaque comme une association d'amibocytes du sang réunis en plasmode.

Avant de conclure après cette revue rapide, il faut remarquer que, en ce qui concerne les Polychètes, l'origine entodermique n'a jamais été démontrée par des figures vraiment probantes.

Elle a été admise, soit d'après les résultats de dissection ou par homologie avec les Oligochètes sur la constatation de simples rapports de contact avec l'épithélium intestinal.

Les figures de PICTON, de M^{lle} DYRSSEN semblent, par contre favorables à l'origine mésoblastique, et mes propres constatations m'amènent à admettre comme probable une telle origine.

2° SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE.

Si on admet à la façon de HORST, de VEJDOWSKY l'origine

entodermique du corps cardiaque, on peut, comme le fait remarquer CUNNINGHAM, homologuer le corps cardiaque des Chétopodes avec la formation cellulaire qui naît de l'intestin et proémine dans le cœur chez le *Balanoglosse*. Or, cette formation a été considérée par BATESON comme l'homologue de la notochorde des Vertébrés, mais cette opinion a été vivement combattue.

Sans rechercher d'aussi lointaines homologues, il faut signaler l'ingénieuse interprétation proposée par PICTON (1898). Il n'admet que partiellement l'opinion de HORST et de BEDDART comparant le corps cardiaque des Polychètes au diverticule intestinal qui fait saillie dans le vaisseau dorsal de quelques Oligochètes comme *Buchholzia*. Il considère le corps cardiaque des Polychètes comme représentant la partie mésoblastique de ce diverticule qui pénétrerait dans le cœur coiffée du péritoine. Le corps cardiaque des Polychètes ne serait que le capuchon coiffant le diverticule intestinal et serait donc entièrement mésodermique.

3^o RÔLE PHYSIOLOGIQUE.

Pour ce qui est du rôle physiologique du corps cardiaque, les opinions les plus diverses ont été avancées. Comme l'a souligné de Bock (1900) il y a de multiples hypothèses qui sont toutes de simples présomptions.

La première en date, soutenue par OTTO, JOURDAN, CLAPARÈDE a considéré le corps cardiaque comme une glande annexée au tube digestif. Pour CUNNINGHAM, c'est aussi une glande, mais il n'a pu lui trouver d'ouverture dans aucun organe.

CLAPARÈDE, puis EISIG (1887) à cause des grains qu'il contient, ont voulu rapprocher le corps cardiaque du chloragogue, mais cette opinion n'avait que peu d'intérêt, le rôle du chlora-

gogue étant alors mal déterminé. CLAPARÈDE le considère ainsi que l'a fait plus tard SCHNEIDER comme un foie. Cette manière de voir tendant à homologuer le corps cardiaque au chloragogue a été reprise plus tard par MM. WILLEM et MINNE (1899) qui ont supposé le rôle excréteur du corps cardiaque, mais ils n'ont point prouvé leur manière de voir, n'ayant point étudié histochimiquement cet organe.

SCHAEPPi, STEEN et quelques autres veulent faire jouer au corps cardiaque un rôle mécanique, ils le considèrent comme une valve dont la fonction serait d'empêcher le reflux du sang. Une opinion analogue avait été admise par MICHAELSEN chez les Oligochètes et par GAMBLE et ASHWORTH pour le corps cardiaque très spécial de l'Arénicole.

D'autres auteurs, comme il semblait logique à cause de sa situation, ont considéré cet organe comme jouant un rôle dans l'hématopoïèse. Pour les uns, il sécréterait le pigment respiratoire en dissolution dans le plasma sanguin. Une telle manière de voir a été admise par E. MEYER (1887) et par BLÈS.

D'autres lui font jouer le même rôle, mais le considèrent en plus comme organe producteur d'éléments sanguins, BEDDARD, NUSSBAUM, RAKOWSKI chez les Oligochètes, M. CUÉNOT (1891) et MEYER chez *Nicolea venustula*, M^{lle} BUCHANAN chez *Magelona*. Pour DE BOCH (1900), c'est un organe phagocytaire formé d'amibocytes métamorphosés.

D'autres auteurs enfin attribuent à cet organe des fonctions multiples. Pour M. FAUVEL le corps cardiaque des Ampharétiens serait à la fois une valve, un soutien du cœur lorsque le pharynx est évaginé, une glande accumulant les produits de déchet, l'organe producteur de la chlorocrurine et enfin une sorte de foie.

PICTON se refuse à donner une théorie générale du corps cardiaque, mais semble favorable à l'idée qu'il jouerait un rôle

mécanique, réglant le passage du sang dans les vaisseaux branchiaux.

On voit par cette brève énumération combien sont diverses les interprétations fournies pour expliquer le rôle physiologique du corps cardiaque.

Recherches personnelles :

De cet exposé ressort une impression d'incertitude ; les interprétations fournies sont trop nombreuses pour être autre chose que des présomptions. La seule façon de trancher la question, c'est de faire l'étude histo-chimique précise du corps cardiaque au lieu d'admettre des hypothèses basées sur la seule morphologie et impossibles à vérifier par les méthodes qu'elle nous offre. Ce n'est que par la connaissance exacte de la nature chimique des grains contenus dans les cellules qu'il est possible de baser des conclusions certaines relativement au rôle de ce mystérieux organe.

PICTON (1898) qui est l'auteur du plus important travail sur le corps cardiaque n'a pu, malgré des recherches attentives aboutir à aucun résultat en ce qui concerne la nature chimique des granulations et le mémoire plus récent de M^{lle} DYRSSEN (1912) n'envisage pas cette question.

Aussi est-ce un problème que je me suis attaché à résoudre sans négliger du reste, les questions d'histologie proprement dites qui sont encore incertaines.

J'ai étudié spécialement dans ce but les corps cardiaques de l'*Amphitrite Edwardsii* de la *Lanice conchilega*, de la *Terebella lapidaria*, de la *Pectinaria auricoma*, de l'*Audouinia tentaculata*, de la *Dodecaceria concharum* et du *Chlorœma Dujardini*.

II. — ÉTUDE HISTOLOGIQUE.

Avant d'aborder l'étude histochimique du corps cardiaque, je crois devoir exposer les résultats que j'ai obtenus relativement à l'histologie et au développement de cet organe.

La plupart des auteurs qui ont décrit le corps cardiaque donnent des figures minuscules qui ne permettent que difficilement de se rendre compte de sa disposition et de sa structure. C'est d'autant plus fâcheux que les cellules qui le composent sont en général de petite taille.

Le corps cardiaque se présente à l'œil nu comme un bâtonnet de couleur presque toujours sombre, en général d'un vert olive presque noir, teinte due aux granulations qui bourrent les cellules et dont la découverte est due à CLAPARÈDE (1868). Par la méthode des dissections, comme par celle des coupes, on se rend compte que cet organe est formé de cordons cellulaires, en général orientés suivant le grand axe du cœur.

Ces cordons ont une section arrondie ou bien s'aplatissent en rubans parfois onduleux. Ils sont formés de cellules de petite taille aux limites souvent indistinctes disposées sur un, deux ou trois rangs et non point toujours sur un seul, comme le dit M^{lle} DYRSSEN. Elles sont rangées le plus souvent autour d'un axe conjonctif qui présente la même apparence et les mêmes réactions que le tissu de la couche interne du cœur branchial ou intima. Cet axe conjonctif n'est d'ailleurs, comme j'ai pu m'en rendre compte, que le prolongement de cette intima et en bien des points sur des coupes en série, on le voit se fusionner avec elle.

Les cordons cellulaires sont parfois repliés et gaufrés de façon complexe dans la cavité du cœur. Le plus souvent, ils ne possèdent pas de lumière, et même chez les Chlorémiens où

JOURDAN en a décrit une, je n'ai pu en observer sur des coupes sériees (pl. VII, fig. 1 et 2).

Dans les cordons épais des Cirratulien, PICTON a décrit au centre des cordons un tissu particulier contenant des corps arrondis ovoïdes, et cet auteur distingue une zone corticale formée de cellules granuleuses et une zone médullaire.

Chez certaines espèces les cordons cellulaires se prolongent jusque dans le sinus intestinal comme chez la *Polymnia* et l'*Amphitrite affinis*, ou bien chez d'autres, il se prolonge en avant vers les vaisseaux branchiaux, comme je l'ai observé chez la *Terebella lapidaria*, où le corps cardiaque n'est pas seulement double, comme l'a vu M. CUÉNOT (1891) mais peut être triple et donner une branche pénétrant dans chacun des vaisseaux branchiaux qui peuvent même chez certains individus se prolonger dans les vaisseaux du plus petit calibre. Je l'ai constaté sur des coupes mais aussi par la dissection. Ayant disséqué de nombreux échantillons de cette espèce, la trifurcation du corps cardiaque m'est apparue fréquemment.

Une question intéressante et controversée est celle de la présence ou de l'absence de l'endothélium. Le corps cardiaque se trouve-t-il à nu dans le plasma sanguin? La plupart des auteurs, sans doute à cause de fixations insuffisantes, ne répondent pas à cette question. M^{lle} DYRSSEN répond que l'endothélium est inconstant et d'apparence diverse, ayant tantôt l'aspect d'une bande sans structure, tantôt d'une fibre musculaire.

Pour ma part, j'ai observé le plus souvent un endothélium très net, ne prêtant nullement à discussion. Chez la *Terebella lapidaria*, il est continu et se retrouve aussi bien sur l'adulte que sur la larve. Mais dans certains cas comme par exemple, chez le *Chloræma Dujardini*, j'ai noté son absence presque partout, sauf vers le sommet de l'organe. Il semble que

les cellules endothéliales soient capables de se détacher pour constituer, sans doute, comme nous le verrons, les hémocytes (pl. IV, fig. 1 et 12 et pl. VII, fig. 1 et 2).

L'endothélium se présente, en général, comme une mince couche, une sorte de cuticule dont les réactions colorantes sont très analogues à celles de l'axe conjonctif et de l'intima. Il se colore, en effet, plus vivement par l'éosine que le cytoplasme des autres cellules et se montre de plus sidérophile.

Cette sorte de plaque endothéliale présente de loin en loin des noyaux très aplatis. Cette couche, quoique mince, est absolument continue chez un certain nombre d'espèces.

Le corps cardiaque se trouve donc le plus souvent séparé du sang, ce qui rend peu probable que ses cellules puissent se détacher pour constituer les éléments du sang circulant.

Je n'ai observé que chez la *Dodecaceria cōncharum* des hémocytes pouvant rappeler par la présence des grains verts les cellules du corps cardiaque, mais même dans ce cas il n'est pas possible d'affirmer qu'il s'agisse de cellules détachées de cet organe.

Après ce coup d'œil général sur l'histologie du corps cardiaque, j'exposerai les observations spéciales que j'ai pu faire sur quelques espèces.

a. *Amphitrite Edwardsii* QFG. — Le corps cardiaque de l'*Amphitrite Edwardsii* est peu connu quoique de ST-JOSEPH en ait donné une figure. Ce bel Annélide possède un corps cardiaque d'une structure particulièrement dense. Il remplit de façon presque complète la lumière du cœur branchial ne laissant qu'une faible cavité étoilée en son centre pour le passage du sang.

Les cellules qui constituent l'organe sont disposées ici sous forme de grands plis ressemblant à des pyramides dont le sommet regarde l'axe du cœur. Chaque pli contient un sque-

lette conjonctif à direction radiée dont les noyaux sont très aplatis semblables aux noyaux endothéliaux et sa surface est recouverte d'un endothélium continu très net dont les noyaux sont eux aussi bien visibles. Cet endothélium qui recouvre les plis et les sépare du sang se montre comme une ligne très fine pourvue de loin en loin de noyaux aplatis (pl. IV, fig. 12).

De part et d'autre de l'axe conjonctif radié les plis sont formés par trois ou quatre rangs de cellules bourrées de fines granulations d'un vert brunâtre. Ces cellules ont des limites indécises. Elles présentent des granulations arrondies d'un vert brunâtre qui les remplissent. Dans certaines d'entre elles, on voit ces granulations devenir des boules beaucoup plus volumineuses dont le noyau central se montre colorable par la safranine.

A côté des granulations brunes j'ai constaté la présence de cristaux incolores fusiformes, parallépipédiques ou rhombiques qui sont éosinophiles et safranophiles. Nous verrons plus loin leur signification.

Le noyau des cellules est riche en chromatine mais clair. Certaines membranes nucléaires sur les corps cardiaques développés se montrent presque vides et la chromatine y prend une apparence cristalline et des formes semblables aux cristaux que je viens de signaler.

En certains points de l'organe, spécialement à distance de la lumière étoilée que traverse le sang (qui est extérieure à l'organe et n'a rien à voir avec la lumière dont l'existence a été admise par quelques auteurs chez les Chlorémiens), on trouve des régions où les cellules sont pauvres en grains bruns. Leur cytoplasme est clair et on distingue mieux à ce niveau les limites et le contour des cellules dont la forme est polygonale et le diamètre de 8 à 10 μ .

Le corps cardiaque de l'*Amphritite Edwardsii* est remar-

quable par sa densité et par la netteté de l'endothélium qui le sépare du sang circulant.

b. *Lanice conchilega*. MALMGR. Chez la *Lanice conchilega* la structure du corps cardiaque est presque aussi dense que chez l'*Amphritite Edwardsii*, contrairement à l'affirmation de CUNNINGHAM et de PICTON qui le décrivent comme formé de cordons minces et distincts avec un large espace pour le passage du sang. Cet organe est constitué par des boyaux cellulaires où je n'ai jamais vu la lumière entrevue par CUNNINGHAM.

Dans ces cordons on trouve des cellules granuleuses plus petites encore que dans le type précédent, possédant un noyau relativement volumineux muni d'un gros nucléole où presque toute la chromatine paraît rassemblée.

Les cellules sont disposées sur deux ou trois rangs formant des cordons aplatis et des plis tortueux qui laissent au sang d'étroits passages de forme nettement polygonale surtout vers le centre de l'organe. Elles sont remplies de grains très fins d'un brun vert, mais quelques groupes de cellules possèdent des grains beaucoup plus volumineux d'une belle couleur émeraude, pouvant atteindre parfois 10 et 15 μ et rappeler par leur teinte et leur aspect les concrétions vertes des éléocytes que nous avons décrites dans cette espèce.

Les cordons et les plis sont recouverts et séparés du sang par une ligne endothéliale mince et continue montrant de loin en loin des noyaux très aplatis. Cet endothélium et l'axe conjonctif des plis se rattachent à l'intima du cœur par un épaississement de celle-ci. Au niveau de cet épaississement, on peut voir des noyaux sphériques et plus volumineux que ceux de l'endothélium.

Comme on le voit, le corps cardiaque de la *Lanice conchilega* a une structure fort dense et ne possède pas de lumière

dans l'axe des cordons qui le constituent, ce qui est en opposition avec les résultats de CUNNINGHAM (1888).

c. *Terebellalapidaria*. KAHLER. Comme nous l'avons vu ci-dessus le corps cardiaque se prolonge fréquemment chez cette espèce vers la partie antérieure du corps dans les vaisseaux branchiaux même de faible calibre, d'où fréquemment une apparence trifurquée.

Chez cette espèce, les cordons cellulaires sont beaucoup moins serrés que dans les types que nous venons de décrire. Ils laissent des espaces plus larges pour le passage du sang. Souvent cylindriques ils peuvent être aplatis et contournés mais ils sont toujours limités et séparés du sang par un endothélium bien visible.

Les cellules sont disposées dans les cordons sur un ou deux rangs. Les sphérules d'un brun vert qui les remplissent s'accumulent en certains points de façon à former des concrétions volumineuses (pl. IV, fig. 1).

Certains de ces boyaux possèdent un axe conjonctif, d'autres montrent à la place une sorte de zone médullaire où se sont réfugiées de grosses concrétions résultant de la fusion des grains produits par les cellules.

d. *Pectinaria auricoma* (pl. IV, fig. 11). La *Pectinaria auricoma* ne possède pas de vaisseau dorsal véritable. WIREN (1885) a donné une figure du système circulatoire de la Pectinaire où l'on voit le grand vaisseau intestinal donner naissance aux vaisseaux branchiaux. Le cordon jaune irrégulier aperçu par CLAPARÈDE doit donc être considéré comme l'homologue du corps cardiaque des autres Annélides. SCHNEIDER (1896) qui en a fait l'étude le considère comme un organe de réserve.

Le corps cardiaque de la Pectinaire est un ruban de couleur brune occupant la partie ventrale du grand vaisseau intestinal dans toute la partie moyenne du corps. Ce vaisseau, très volu-

mineux, est séparé de l'intestin par un coelome cloisonné. Il est formé d'une fine paroi conjonctive munie de noyaux ovoïdes assez nombreux regardant vers la lumière vasculaire.

Le corps cardiaque est très réduit par rapport au vaisseau où il se trouve. En coupe transversale, il n'occupe même pas en surface le vingtième de sa lumière, ce qui est un caractère bien différent du corps cardiaque de l'*Amphritite Edwardsii* qui occupe la presque totalité de la lumière du cœur branchial.

Un autre caractère frappant du corps cardiaque de la Pectinaire, c'est qu'il se trouve sur toute sa longueur en contact avec la paroi ventrale du vaisseau dorsal intestinal à laquelle il adhère intimement, étant véritablement soudé à cette paroi sur toute sa longueur.

Les cellules qui le composent sont de petite taille. Leurs limites sont peu distinctes. Elles sont remplies de fines concrétions d'un jaune brillant tournant au vert.

J'ai constaté que le noyau d'un grand nombre de cellules est en voie de division amitotique. On trouve de nombreux noyaux en fer-à-cheval et on ne peut douter de l'existence de divisions directes très actives. Les noyaux-fils restent un certain temps en contact, empilés comme deux hématies de Mammifères (pl. IV, fig. 11).

Je crois devoir signaler à ce propos que des noyaux en amitose ont été vus par de Bock (1900) chez le *Lumbriculus variegatus*. Ce caractère permettrait de rapprocher le corps cardiaque des Polychètes de celui des Oligochètes, l'homologie étant loin d'être admise par tous les auteurs et en particulier par de Bock lui-même.

Il semble donc que l'amitose est le mode normal de multiplication du corps cardiaque chez la Pectinaire, chez les Chlo-

rémiens au contraire j'ai vu cette multiplication se faire par mitose.

Le corps cardiaque est revêtu par une fine membrane endothéliale présentant de loin en loin des noyaux. Il faut souvent examiner plusieurs coupes de la série pour les trouver.

Je n'ai point rencontré dans le sang de cellules libres ressemblant aux cellules du corps cardiaque.

Dans le cordon qui constitue cet organe, les concrétions jaunâtres s'accumulent dans la partie centrale, et l'organe est formé de 2 à 10 couches de cellules, l'épaisseur étant irrégulière suivant les points.

Le volume très réduit de ce corps cardiaque interdit l'interprétation admise par certains que cet organe jouerait le rôle d'une valve.

e. *Dodecaceria concharum* (pl. V, fig. 5). Le corps cardiaque de cette espèce n'est connu que par la figure qu'en ont donnée MM. CAULLERY et MESNIL dans la monographie qu'ils ont consacrée à ce curieux Cirratulien (1898). Ils ont montré que le corps cardiaque de cette espèce est dense et occupe la presque totalité du vaisseau dorsal de l'animal.

Sur des coupes sériées, j'ai pu constater l'exactitude de la figure et de la description donnée par MM. CAULLERY et MESNIL. Le corps cardiaque affecte en effet chez *Dodecaceria* l'aspect d'un bâtonnet massif remplissant en certains points de façon presque complète, en d'autres points de façon totale, la lumière d'un gros vaisseau situé non loin de la paroi dorsale du corps.

Le mésentère dorsal contient deux vaisseaux, alors qu'il n'y en a qu'un dans le mésentère ventral. C'est le vaisseau dorsal le plus large et le plus rapproché de la paroi du corps qui contient le corps cardiaque.

Ce vaisseau dorsal est revêtu d'un péritoine formé de cel-

lules cubiques rappelant un peu les cellules analogues qui recouvrent le cœur de la *Terebella lapidaria*. En avant, le gros vaisseau se dédouble en approchant de la région céphalique, de telle façon qu'on trouve deux corps cardiaques jumelés dans cette région, qui tous deux remplissent presque complètement la lumière. Il y a là un fait comparable à la trifurcation du corps cardiaque que nous avons décrite chez la *Terebella lapidaria*.

Le corps cardiaque de la *Dodecaceria* est formé de petites cellules à noyaux arrondis ne montrant pas de divisions amitotiques comparables à celles de la Pectinaire. Les cellules sont bourrées de fines concrétions d'un jaune brun accompagnées de concrétions beaucoup plus volumineuses atteignant le diamètre des noyaux, d'un brun presque noir.

Ce pigment a la même apparence et la même teinte que celui qui est contenu dans les cellules épidermiques de l'animal. Or c'est à ce pigment d'un brun noir qu'est due la coloration foncée que présentent ces petits Cirratuliens.

f. *Chloræma Dujardini*. — Le corps cardiaque des Chlorémiens est un des plus étudiés. Malgré cela, il reste encore bien des questions confuses comme celle de l'existence d'une lumière décrite tout d'abord par JOURDAN (1886) qui admettait sa communication avec la lumière intestinale. Cette lumière n'a pu être retrouvée par BLES (1891) et par CUNNINGHAM (1888), mais PICTON (1898) l'a revue.

J'ai coupé en série le corps cardiaque de *Chloræma Dujardini*, espèce abondante à Wimereux. Il ne m'a pas été possible d'y retrouver la lumière vue par JOURDAN et par PICTON. Je crois même qu'elle doit être considérée comme un artifice de préparation. Le corps cardiaque de cette espèce a en effet la forme d'un ruban aplati irrégulièrement contourné mais toujours constitué par deux couches de cellules. La ligne de

contact de ces deux strates représente un point de moindre résistance et les deux couches peuvent être artificiellement séparées, donnant l'impression qu'il s'y trouve une lumière. Je puis donc confirmer les vues de BLÉS et de CUNNINGHAM (pl. VII, fig. 1 et 2).

En avant, le corps cardiaque se termine par une zone où les mitoses sont nombreuses et qui est évidemment la zone d'accroissement. Dans ces mitoses, l'axe du fuseau coïncide avec l'axe de la cellule qui est prismatique. En ce point, le corps cardiaque prend l'apparence d'un cylindre un peu aplati (pl. VII, fig. 2).

Le corps cardiaque est libre dans le vaisseau dorsal n'ayant point de contact avec les parois vasculaires.

Chez les formes jeunes on n'observe pas de grains bruns dans les cellules, mais celles-ci présentent une apparence striée. Elles sont hautes, à limite peu distincte. Le noyau, relativement gros, possède un nucléole.

Examinant de près ces cellules, j'y ai noté l'existence de filaments parallèles au grand axe de la cellule qui se montrent colorables à la façon des filaments ergastoplasmiques. Ces filaments doivent être considérés comme jouant un rôle dans la sécrétion des grains bruns et rapprochés des filaments comparables décrits par M. TURCHINI (1922) dans la cellule rénale de la Seiche et du Poulpe.

III. — ÉTUDE EMBRYOLOGIQUE

Les constatations que j'ai faites sur le développement du corps cardiaque sont peu nombreuses à cause de la difficulté de se procurer des larves assez jeunes.

Je n'ai guère pu étudier qu'une larve de *Terebella lapidaria* d'une longueur de 5 millimètres. Fixée dans de bonnes conditions,

elle a pu être coupée en série, mais elle était déjà trop âgée pour qu'on puisse observer les premiers stades de la formation du corps cardiaque.

J'ai constaté l'existence dans le cœur de cette larve de deux cordons pleins formés de petites cellules munies d'un noyau sphérique relativement volumineux. Ces noyaux ont une membrane relativement épaisse et contiennent quatre ou cinq gros grains de chromatine. Le cytoplasme des cellules est totalement dépourvu de granulations.

Les deux cordons cellulaires, assez aplatis, n'étaient pas libres, mais se trouvaient adhérents à l'intima du cœur au moins en quelques points.

Le corps cardiaque se prolonge jusque dans la région tout antérieure au voisinage de l'insertion des cirres, alors que le cœur est déjà divisé en vaisseaux branchiaux. En arrière, les deux cordons se dédoublent en cordons plus nombreux. Plus loin, le cœur se continue avec le sinus intestinal et on constate l'existence d'un vaisseau ventral. Les cordons du corps cardiaque sont séparés du sang où ils baignent par un mince endothélium pourvu de noyaux aplatis. Comme chez l'adulte on observe en dedans du cœur une sorte d'endothélium formé de cellules assez hautes.

Le fait intéressant qu'il m'a été donné d'observer, c'est que j'ai pu constater la continuité entre le tissu du mésentère et par endroits entre l'épithélium coelomique recouvrant le vaisseau et le corps cardiaque.

Je n'ai pu trouver la moindre connexion avec l'intestin dont le cœur de la larve de *Térébelle* reste toujours éloigné. Les cordons ont un contour net, limité par un endothélium et on ne voit aucune figure permettant d'admettre l'égrènement des cellules du corps cardiaque dans le sang circulant et par suite le rôle de cet organe dans la genèse des éléments du sang.

Les faits de continuité du corps cardiaque avec l'épithélium coelomique rappellent ceux qui ont été signalés par DE BOCK (1900) et dont il a fourni une interprétation si bizarre et ceux décrits par M^{lle} DYRSSEN (1912) chez de jeunes *Audouinia filigera*.

Il résulte des constatations embryologiques que je viens de relater que l'origine mésoblastique du corps cardiaque des Polychètes est probable.

IV. — ÉTUDE HISTOCHIMIQUE

Après ces observations relativement à l'histologie et à l'origine du corps cardiaque, passons à l'étude histochimique des granulations qui remplissent les cellules de cet organe chez les individus âgés.

Ces cellules sont en général de petite taille, elles possèdent un noyau volumineux assez pauvre en chromatine, mais présentant souvent un gros nucléole. Le cytoplasme est bourré de granulations parfois très fines et de taille égale, mais souvent irrégulièrement distribuées dans la cellule. Ces granulations par leur couleur d'un jaune vert, par leur aspect réfringent rappellent beaucoup les grains chloragogènes ou chloragosomes des autres Polychètes.

Comme nous l'avons vu, PICTON (1898) malgré une étude attentive n'a pu arriver à se rendre compte de la nature chimique de ces grains verts. J'ai eu la satisfaction de pouvoir au contraire préciser ce point particulièrement important pour établir le rôle de ce mystérieux organe.

J'ai recherché tout d'abord attentivement les réactions colorantes et microchimiques des grains verts. J'ai vu que ces grains sont colorables par l'acide osmique en gris ou en noir, ce qui est perceptible malgré leur teinte naturelle, et de plus,

qu'ils se colorent de façon élective par la méthode de Ciaccio pour les lipoides. Fixés d'autre façon et traités par les solvants des graisses, ils ne montrent au contraire aucune électivité pour le Soudan III. J'en conclus que les grains verts possèdent une écorce de nature lipoïde. Ces grains m'ont paru dériver de granulations beaucoup plus fines, nettement colorables par la méthode de Ciaccio et par conséquent pourvus d'une enveloppe lipoïdique.

Je crois devoir signaler ici que j'ai trouvé des grains verts très comparables à ceux du corps cardiaque par toutes leurs propriétés dans différents tissus chez un grand nombre d'Annélides. Ils sont particulièrement évidents chez la *Terebella lapidaria* où on les rencontre dans l'épithélium digestif, dans les muscles, dans l'épiderme, dans les leucocytes du coelome et même, comme nous l'avons vu au début de la première partie, dans les hématies.

Le corps cardiaque ayant été considéré par certains comme la source du pigment sanguin, il était naturel d'y rechercher le fer. Sa présence avait été indiquée par G. SCHNEIDER (1896) chez la Pectinaire. J'ai pu le retrouver pour ma part, dans tous les corps cardiaques que j'ai étudiés et j'ai constaté que c'est le seul organe qui en contienne de façon appréciable, exception faite pour les grains verts que l'on retrouve un peu partout dans l'organisme.

En employant sur coupes la réaction du bleu de Prusse, je suis arrivé à localiser très exactement le fer sur les grains verts même les plus fins. J'en ai fait la démonstration devant le Congrès de l'Association des Anatomistes à Gand, en avril 1922. Un démasquage préalable d'assez courte durée est nécessaire; ce qui prouve que le fer se trouve sous une forme organique et faiblement combiné.

La présence de ce métal est peut-être en relation avec le

pigment sanguin, mais il est difficile de décider s'il est utilisé pour l'édification de sa molécule ou s'il représente un produit de destruction. Je penche en faveur de la deuxième hypothèse pour les raisons que l'on verra plus loin.

J'ai recherché si les granulations du corps cardiaque donnent la réaction des oxydases. Par la benzidine, j'ai obtenu un résultat positif et la réaction est localisée aux grains verts. Je rappelle à ce propos que j'ai fait la même observation pour les grains verts contenus dans les éléocytes.

Quant au pigment brun ou brun vert qui imprègne les granulations, EISIG l'a considéré comme pouvant être un dérivé de l'hémoglobine. Je ne partage pas cette opinion, car ce pigment n'a les caractères ni de l'hématine, ni de la biliverdine. Il s'agit sans doute d'un pigment uratique du groupe de l'urochrome. Cependant, je dois faire remarquer que par sa teinte et par sa solubilité dans l'acide acétique, il se rapproche de la chétoptéridine qui est une chlorophylle modifiée. Or l'urochrome est encore peu connu et des expériences physiologiques récentes tendent à rapprocher ce pigment de la chlorophylle. La réaction du pyrrol serait commune à ces deux pigments. La question est encore trop peu avancée pour que je puisse insister.

Or, la granulation du corps cardiaque, comme celle des éléments du sang et de beaucoup d'autres cellules de l'organisme des Annélides, n'est pas faite de pigment brun ou vert. Elle en est simplement recouverte.

Le noyau incolore a une structure chimique différente.

PICTON a cherché en vain à se rendre compte de la nature de ces grains. Il n'a pu obtenir la réaction de la murexide. Aussi conclut-il que ces grains sont différents des chloragènes étudiés par SCHAEPPÉ chez *Ophelia*. J'ai pour ma part, repris attentivement cette question. Opérant sur des corps

cardiaques entiers d'*Audouinia tentaculaca*, j'ai obtenu de la façon la plus nette la réaction de la murexide. J'ai vu qu'il était nécessaire d'opérer avec une masse relativement grande de substance pour réussir cette réaction, qu'il est par suite impossible d'obtenir sur coupes. J'ai montré au Congrès de Gand la réaction de la murexide obtenue comparativement avec un corps cardiaque d'*Audouinia* et quelques cristaux d'acide urique. Malgré la superposition de la réaction xanthoprotéique, dans le cas du corps cardiaque, la teinte pourpre n'était pas discutable.

J'ai corroboré la constatation ci-dessus par les réactions microchimiques plus incertaines basées sur des combinaisons argentiques de COURMONT et ANDRÉ et d'ACHUCARRO. J'avais donc le droit de conclure que la substance réfringente des grains verts était formée de corps puriques.

J'ai tenté de préciser encore ce résultat et de déterminer leur nature chimique exacte par l'examen des réactions de solubilité. Et voici ce que j'ai constaté. J'ai vu que les grains verts du corps cardiaque de l'*Amphritite Edwardsii* et de la *Lanice conchilega* sont insolubles dans l'HCl même concentré à froid. Elles ne se dissolvent qu'à chaud. Il ne s'agit donc pas de guanine.

Les granulations, qui sont insolubles dans l'eau, l'alcool, l'éther, le chloroforme, sont solubles dans la potasse caustique et dans l'ammoniaque même en solutions peu concentrées. Après ébullition dans l'acide chlorhydrique à 50 p. 100, j'ai obtenu des cristaux typiques de chlorure de sodium et par l'acide acétique des cristaux d'acide urique, ce qui me permet de conclure avec certitude que les grains verts sont des concrétions d'*urate acide de soude*.

Chez l'*Amphritite Edwardsii*, j'ai trouvé en grand nombre à côté des concrétions pratiques des boules safranophiles et des

cristaux d'acide urique en bâtonnets ou en rhomboédres à angles émoussés et dans certains noyaux, paraissant vides de chromatine, j'ai pu constater la présence de semblables cristaux.

Les résultats histochimiques et les observations histologiques ci-dessus mentionnées permettent donc d'affirmer, ce que certains auteurs avaient supposé, à savoir que le corps cardiaque se comporte comme un *rein d'accumulation* et qu'il doit être considéré comme un *chloragogue intravasculaire*.

Or les recherches déjà anciennes de SCHAEPPi (1894) sur *Ophelia* et d'ERSIG (1887) chez les Capitelliens semblent avoir prouvé l'existence de guanine dans les chloragogènes de certains Polychètes. Depuis, MM. WILLEM et MINNE ont montré l'existence de bases puriques dans les chloragocytes de l'*Arénicole* et des *Oligochètes* sous forme d'urates et de guanine.

Le rapprochement entre le corps cardiaque et les chloragogènes est donc certain et légitime.

J'ai fréquemment rencontré de la graisse dans le corps cardiaque et j'ai fait la même constatation dans les chloragocytes de l'*Arénicole*, du *Spirographe* et de plusieurs autres espèces. Le fait est encore plus net chez les *Enchytrœides*. Sur un *Enchytrœus* bien fixé au Flemming, j'ai pu assister à l'absorption de la graisse dans les cellules intestinales et à son passage dans les chlorogocytes dont le rôle de cellules à réserves, déjà admis par ROSA (1902), n'est pas niable.

Il semble que chez les Polychètes le chloragogue, qu'il soit intra ou extravasculaire, joue un rôle analogue, fort important dans la digestion, celui d'accumuler les produits absorbés principalement sous la forme d'enclaves graisseuses pour les restituer ensuite à l'organisme.

Or, par la place qu'occupe le corps cardiaque (et même

le chloragoue extravasculaire) sur le trajet du sang entre l'épithélium absorbant de l'intestin et les vaisseaux branchiaux comme en un système porte, ses caractères de glande sans canal excréteur permettent de considérer avec quelque raison, ainsi que l'a fait SCHNEIDER (1896) cet organe comme une sorte de foie.

Mes recherches histochimiques montrent qu'il fonctionne à la façon d'un rein suppléant, accumulant les produits de déchet retirés du sang ou bien peut-être nés de son activité cellulaire propre.

De l'étude histologique, cytologique, embryologique et histo-chimique qui précède résulte les conclusions suivantes :

1° Le corps cardiaque est un organe d'origine mésoblastique, car il dérive directement de l'épithélium coelomique. Formé de cordons distincts ou d'une masse unique de cellules disposées sur un ou plusieurs rangs, il se trouve en relation étroite avec l'intima du cœur branchial.

2° Même chez les Chlorémiens, il n'existe pas de lumière dans cet organe. Le plus souvent, le corps cardiaque est recouvert par un endothélium continu.

3° Les hémocytes ne sont point des cellules du corps cardiaque détachées.

4° Le corps cardiaque est formé en général de petites cellules à gros noyau nucléolé. Leurs limites sont souvent indécises. Chez les Chlorémiens, on voit nettement dans le cytoplasme des filaments chondrio-ergastoplasmiques en relation évidente avec la sécrétion des grains verts. Il n'y a pas de reticulum intercellulaire.

5° Les grains verts sont des concrétions puriques de structure complexe avec leur noyau d'urate acide de soude, leur écorce lipoïde, le pigment vert dont ils sont imprégnés et

l'oxydase qu'on y trouve et qui joue sans doute le rôle d'une diastase désamidifiante.

6° Par tous ses caractères, comme par son origine, le corps cardiaque doit être considéré comme un *chloragogue intravasculaire*. Il fonctionne comme un rein d'accumulation.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE HISTOPHYSIOLOGIQUE GÉNÉRALE ET COMPARATIVE DE LA LYPHE ET DU SANG

La troisième partie de ce travail sera une synthèse des notions acquises dans l'étude analytique que nous avons faite jusqu'ici. Nous nous efforcerons de mettre en relief les notions générales qui s'en dégagent, faisant en même temps la comparaison des faits observés avec les notions acquises ailleurs, et particulièrement chez les Vertébrés, qui sont de beaucoup les mieux connus à ce point de vue.

La comparaison sera plus facile à établir ici que dans d'autres groupes, comme les Plathelminthes par exemple, qui manquent de sang circulant et chez lesquels M. MARCEL PRENANT (1922) (2) est arrivé à établir que le parenchyme devait être considéré comme l'équivalent morphologique et physiologique d'un sang. Les Polychètes sont en effet plus voisins des Vertébrés par les dispositions qui assurent le transport de l'oxygène et des matériaux nutritifs. Ils possèdent le plus souvent un sang circulant homologue de celui des Vertébrés, et une lymphe périviscérale qui peut être rapprochée à la fois de la lymphe et de la sérosité qu'on trouve normalement en quantité très faible dans les cavités séreuses de ces derniers.

A part quelques réserves que nous serons tenus de faire, nous serons amenés à constater entre les éléments du sang de ces

deux groupes des analogies allant parfois jusqu'à une identité presque absolue. Tel est le cas par exemple des hématies qui, occupant le plus souvent le cœlome, se montreront à nous très voisines de celles des Vertébrés inférieurs.

Nous ajouterons au cours de cette partie un certain nombre d'observations personnelles d'un caractère général qui n'ont pu trouver place ailleurs.

CHAPITRE PREMIER

LE SANG VASCULAIRE

A part quelques familles où par suite de la présence d'hématies coelomiques suffisant à l'hématose, le système circulatoire a disparu (Glycériens, Capitelliens, Polycirriens), on trouve chez le plus grand nombre des Polychètes un appareil circulatoire assez complexe et assez développé, pouvant même aller jusqu'à présenter des cœurs avec oreillette et ventricule comme dans le cas de l'Arénicole. Cet appareil peut contenir un sang incolore, mais le plus souvent il est coloré par la présence d'un pigment respiratoire qui est en dissolution dans le plasma, mais peut exceptionnellement charger de vraies hématies.

I. — Polychètes à sang incolore

Nous avons constaté dans quatre des familles que nous avons passées en revue l'existence d'un appareil circulatoire pourvu d'un sang incolore, ce sont les Syllidiens, les Phyllodociens, les Aphroditiens et les Chétoptériens.

Les Aphroditiens seuls avaient été considérés comme pourvus d'un sang faiblement coloré. J'ai montré (p. 135) qu'il n'en était rien et que la coloration vue par certains auteurs sur les vaisseaux de l'Aphrodite devait être attribuée à la présence de sphérules chargées de tétronérythrine remplissant des cellules fusiformes particulières qui entrent dans la constitution des parois vasculaires. Donc, malgré l'apparence, malgré un appareil circu-

latoire coloré, le sang de l'Aphrodite est en réalité incolore.

Une question que nous devons tout d'abord nous poser est celle des relations, chez ces Annélides, entre l'appareil circulatoire et la lymphe périviscérale. Ces liquides étant tous deux incolores, il est tout de suite venu à l'esprit des auteurs qui ont étudié ces animaux, l'idée que l'appareil circulatoire devait être en communication avec la lymphe et que le sang devait être considéré ainsi que le dit M. GRAVIER (1897), à propos des Phyllodociens, comme « une portion du plasma du liquide de la cavité générale canalisée dans une ébauche d'appareil circulatoire. »

Je ne crois pas qu'il en soit ainsi, au moins dans les autres groupes de Polychètes à sang incolore. Tout d'abord, j'ai noté plusieurs fois, par exemple chez les Syllidiens, l'existence d'un coagulum très dense et colorable dans le vaisseau ventral et dans le vaisseau dorsal, indiquant à coup sûr une quantité d'albumine beaucoup plus grande dans le sang vasculaire que dans la lymphe périviscérale.

Cette constatation est corroborée par le fait que les auteurs qui sont parvenus à injecter le système vasculaire des Aphroditiens comme SELENKA (1873) et JAQUET (1886) n'indiquent point que l'injection poussée dans les vaisseaux ait passé dans le coelome.

Sur les coupes en série du *Lepidonotus squamatus*, je n'ai jamais retrouvé la communication directe hypothétique qui existerait à la partie postérieure de l'animal. J'ai fait une constatation analogue chez les Phyllodociens où j'ai vu la lumière du vaisseau dorsal et du vaisseau ventral diminuer progressivement en arrière, la paroi vasculaire s'épaissir, devenir celluleuse et se réduire finalement à un cordon cellulaire plein dans la région postérieure de l'animal en avant du pygidium. Loin d'être ouvert, l'appareil circulatoire semble fermé en arrière.

On ne voit pas bien d'ailleurs quelle pourrait être l'utilité d'un système vasculaire qui n'aurait pour rôle que de faire progresser la lymphe qui remplit la cavité coelomique. Si telle était sa seule fonction, il ne tarderait pas à disparaître, remplacé par un mode de brassage plus simple et plus économique. Considérant en effet l'étroitesse des vaisseaux dans un animal aussi gros que l'Aphrodite, on ne peut s'empêcher de penser à la faiblesse de débit d'un tel appareil et on comprend qu'une simple contraction de la paroi du corps déterminerait un brassage et un transport bien plus parfait d'une lymphe à la fois nutritive et respiratoire dans les différents points de l'économie. Si l'appareil circulatoire ne transportait que de la lymphe, on ne voit pas pourquoi les gonocytes se développeraient autour d'un vaisseau en cul-de-sac, comme l'a montré MALAQUIN (1893) chez certain Syllidiens. Ce développement pourrait se faire aussi bien à l'état de liberté dans la lymphe.

Pour ces diverses raisons, je crois qu'on n'aura le droit d'admettre une communication entre l'appareil vasculaire et le liquide coelomique chez les espèces à sang incolore que tout autant que cette communication sera formellement prouvée, et plus d'un argument milite contre son existence.

Si l'on admet que le sang est séparé de la lymphe même dans les espèces à sang incolore, on est tout naturellement amené à donner à ce sang un rôle comparable au sang coloré dont la fonction respiratoire est évidente et à admettre l'existence hypothétique d'un albuminoïde respiratoire incolore analogue aux *achroglobines* de GRIFFITHS (1892).

Comme on l'a vu, partant de cette hypothèse, j'ai utilisé la réaction du bleu de benzidine pour rechercher cet albuminoïde auquel on avait le droit de supposer des fonctions peroxydiques analogues à celle de l'hémoglobine ou de la chlorocruorine (p. 127 et 138). J'ai obtenu dans les familles de Poly-

chètes à sang incolore un résultat absolument négatif, ce qui peut donner quelques présomptions en faveur de l'absence de pigment respiratoire dans le sang de ces animaux ; quelques présomptions seulement et non une certitude, car on sait qu'il n'y a pas de relation nécessaire entre la capacité d'absorber l'oxygène et la fonction peroxydasique pour les pigments respiratoires. L'hémérythrine par exemple, d'après M. MARCEL PRENANT n'oxyderait pas la benzidine.

Il existe chez ces animaux une compensation à l'absence probable de pigment vecteur de l'oxygène dans le sang, c'est le fait que l'hémoglobine imprègne le système nerveux, comme me l'a prouvé la réaction bleue que donne avec intensité le système nerveux des Aphroditiens et des Phyllodociens par le mélange benzidine-eau oxygénée, réaction si intense et si précise qu'elle peut être utilisée pour mettre en évidence le système nerveux de ces animaux jusque dans ses plus fines ramifications. (voir p. 127 et 138) et M. ROMIEU (1922) (15).

La constatation de l'hémoglobine dans le système nerveux de Polychètes dépourvus de sang coloré est un fait digne de remarque qui appelle l'idée d'une suppléance. On peut considérer que de tous les tissus, c'est le tissu nerveux qui a le plus besoin d'oxygène. La présence du pigment dans le tissu névrologique et jusque dans les fibres nerveuses, puisque j'ai noté la coloration des neurofibrilles elles-mêmes, s'expliquerait par la nécessité de fixer la provision d'oxygène nécessaire au fonctionnement du tissu nerveux et de le protéger contre une hématoze irrégulière et incertaine.

Il semble donc qu'il y ait quelque raison de ne point admettre chez les Polychètes l'existence chez les espèces à sang incolore d'albuminoïdes comparables aux *achroglobines* de GRIFFITHS. On sait du reste que leur existence a été fortement discutée. GAUTRELET (1903) ayant trouvé du Cuivre dans le sang de la

Patelle, considère en effet l'achroglobine comme une hémocyanine faiblement colorée.

Nous avons donc le droit de dénier au sang un rôle respiratoire chez ces espèces, comme semblent l'indiquer les dispositions anatomiques, les vaisseaux n'étant en relation ni avec des organes respiratoires différenciés, ni même avec les téguments.

Si on considère la distribution de ces vaisseaux, elle indique au contraire, à mon sens, que le sang a un rôle avant tout nutritif. Chez le Chétopère et chez l'Aphrodite, on ne peut s'empêcher d'être frappé des relations étroites qui existent entre cet appareil et la portion absorbante du tube digestif.

Comme l'a montré JOYEUX-LAFFUIE (1890) et, comme je l'ai revu sur mes coupes, le tube digestif chez le Chétopère est entouré d'un véritable sinus.

Chez l'Aphrodite, où il a été bien décrit par SELENKA (1873) l'appareil circulatoire est très réduit et remarquable par l'étroitesse des vaisseaux. Il est de plus fort simple, n'étant formé que d'un vaisseau dorsal et d'un vaisseau ventral réunis en avant par un collier péri-cesophagien. Le vaisseau dorsal seul donnerait des branches très fines qui se distribueraient en un riche réseau à la paroi intestinale.

Chez les Syllidiens MALAQUIN (1893) a décrit un système circulatoire également très simple, mais où existent des anses en forme de cœcum, les anses vasculaires intestinales entourant le tube digestif.

J'en conclus que le sang circulant a perdu ses propriétés respiratoires pour ne garder que le rôle de distributeur des produits alimentaires absorbés. La plupart des auteurs admettent que les Polychètes à sang incolore représentent un groupe primitif. L'appareil circulatoire, au lieu d'être une ébauche, n'est il pas plutôt un reliquat de dispositions plus parfaites?

Si le caractère primitif de ces familles peut être soutenu

à la rigueur pour trois d'entre elles, il ne peut l'être pour les Chétoptériens qui représentent des êtres très évolués. Chez eux, la disparition du pigment respiratoire est certainement un fait secondaire qui s'est produit sans doute par suite du développement des mouvements rythmiques des rames en palettes qui déterminent une intense circulation d'eau aérée dans le tube.

Dans les quatre groupes la disparition du pigment respiratoire me semble liée à celle des organes de la respiration. L'hématose s'est trouvée assurée par l'intermédiaire de la lymphe dont le rôle est favorisé par le développement de dispositions anatomiques ou de mouvements favorables au renouvellement très actif de l'eau ambiante. Ces dispositions sont :

1^o L'amincissement de certains territoires cutanés comme les champs ciliés dont GRAVIER (1897) a montré l'existence sur les deux faces des mamelons sétigères des Phyllodociens.

2^o L'existence de cellules ciliées en certains points du revêtement coelomique signalées par SHARPEY et retrouvées par de QUATREFAGES, CLAPARÈDE, DARBOUX, dont le mouvement assure un brassage de la lymphe.

3^o La création d'un courant d'eau par le battement des élytres ou des rames en palettes comme chez les Aphroditiens et chez le Chétoptère.

La disparition du pigment respiratoire a amené une regression de l'appareil circulatoire qui n'a plus comme fonction que de distribuer aux différents organes les produits absorbés au niveau de l'intestin. Ce rôle est plus facile à admettre que celui de moteur assurant la progression de la lymphe.

Nous concluons donc de cet exposé : les Syllidiens, les Phyllodociens, les Aphroditiens et les Chétoptériens possèdent un sang qui a perdu son rôle respiratoire pour garder un rôle nutritif.

Chez plusieurs d'entre eux le pigment qui a cessé d'exister

dans le système vasculaire s'est porté sur le système nerveux pour le protéger contre les troubles de l'hématose.

M. CUÉNOT (1891) avait noté l'absence d'amibocytes dans le sang des espèces pourvues de sang incolore et admis la théorie que ceux-ci ne devaient exister que chez les espèces à sang coloré.

Les constatations que nous avons faites ne vérifient pas cette manière de voir. Nous avons observé en effet des hémocytes dans les quatre groupes de Polychètes à sang incolore, comme nous l'avons indiqué au cours de la première partie. Il n'y a aucune raison de détacher l'étude de ces cellules, de celle des Polychètes à sang coloré. Nous étudierons donc plus loin leur signification, leur origine et leur rôle.

II. — Polychètes à sang coloré

La grande majorité des familles de Polychètes possède un sang coloré, MILNE-EDWARDS (1837), le premier, a montré que cette coloration était due non point à des globules, mais à un pigment respiratoire en dissolution dans le plasma.

Il y a cependant une exception fort remarquable, celle de la *Magelona papillicornis* MULL. dont le plasma sanguin est incolore et tient en suspension de minuscules hématies anucléées chargées d'hémérythrine. Pour éviter des redites, je prie le lecteur de se reporter au chapitre V, p. 153 au sujet de ce type particulier de sang coloré.

Le rôle respiratoire du sang coloré est évident et je crois inutile d'y insister. Un fait qu'il me paraît plus important de souligner est son rôle dans la nutrition:

Il suffit de considérer les rapports entre l'appareil vasculaire et le tube digestif. Chez beaucoup d'Errants, les vaisseaux forment un riche plexus autour de l'intestin, bien plus développé

encore chez les Sédentaires où les vaisseaux s'unissent souvent en un sinus continu.

Si l'on considère de plus que de BEAUCHAMP (1910) a montré que le système circulatoire le plus rudimentaire connu, celui du *Dinophilus* est réduit à un sinus entourant le tube digestif; si l'on tient compte du fait que SALENSKY (1883) a signalé qu'au cours du développement chez les Térébelliens le système circulatoire apparaît comme une cavité circonscrivant la partie médiane du tube digestif et creusée entre l'entoderme et la splanchopleure, et se montre très tôt chargée d'hémoglobine, on voit qu'il y a une dépendance étroite entre le système circulatoire et les organes digestifs; il est permis de supposer que l'appareil vasculaire est nutritif avant même d'être respiratoire. Chez les Sédentaires qui possèdent un sinus péri-intestinal, les produits absorbés au niveau de l'intestin passent d'abord dans le sang et ce n'est que secondairement qu'ils passent dans le coelome. Le sang doit donc être considéré comme jouant le rôle à la fois nutritif et respiratoire.

Bien peu de recherches d'ordre physiologique ou chimique ont été faites sur le sang vasculaire des Annélides Polychètes. Il y a en effet un obstacle à ces recherches, c'est la faible quantité de ce sang et la grande difficulté de se le procurer à l'état de pureté.

KRUKENBERG (1882) aurait constaté l'absence d'albumine coagulable dans le sang vasculaire de l'Arénicole, mais son résultat a été discuté parce que cet auteur s'est adressé à des animaux en mauvais état physiologique.

J'ai pu constater en recueillant le sang à l'état de pureté avec une pipette très fine qu'il ne se coagulait pas spontanément. Le liquide coelomique, au contraire, donne presque instantanément un précipité et forme au bout de peu de temps un caillot très rétractile (voy. p. 104).

Le fait n'est d'ailleurs pas exceptionnel, le sang vasculaire de beaucoup d'Invertébrés est incoagulable spontanément.

A. — LES PIGMENTS DU SANG.

Une étude histophysiologique sur le sang serait incomplète si on n'y joignait quelques considérations sur les pigments respiratoires qui sont particulièrement variés dans le groupe que nous étudions. Je le fais d'autant plus volontiers que j'ai pu faire quelques observations sur ces pigments.

A l'heure actuelle, trois pigments respiratoires principaux sont signalés chez les Polychètes. Ce sont : l'*hémoglobine*, de beaucoup le plus répandu de ces pigments, ensuite la *chlorocruorine* qui se rencontre dans quelques familles d'Errants et de Sédentaires, enfin l'*hémérythrine* signalée chez les Géphyriens par KRUKENBERG (1882) mais dont la présence chez les Polychètes est un fait peu connu.

1^o *Hémérythrine*. KRUKENBERG (1882) a donné le nom d'*hémérythrine* à un pigment respiratoire rougeâtre qui avait été signalé auparavant par RAY-LANKESTER dans le sang des Géphyriens (1881).

GRIFFITHS (1892) a montré que ce pigment contient du fer et répondrait approximativement à la formule $C^{427} H^{761} A^{135} Fe S^2 O^{153}$. Le fer se trouverait plus faiblement combiné que dans l'hémoglobine, mais serait aussi plus abondant. En effet selon ANDREWS (1890) et CUÉNOT (1901) l'*hémérythrine* serait cinq fois plus riche en fer que l'hémoglobine, puisqu'elle en contiendrait 1,44 p. 100.

Mais, fait frappant, l'hémérythrine ne donne pas de spectre comparable à celui de l'hémoglobine, ni de composés analogues à l'hémine (RAY-LANKESTER (1881)). Il s'agit donc d'un pigment d'une nature différente. On sait de même que l'hémocyanine ne

fournit pas de bande ou seulement une faible bande au niveau de D.

Il règne quelque incertitude sur la coloration de l'hémérythrine. Il est possible que cela tienne à l'existence de plusieurs variétés de ce pigment ou à des états différents d'oxydation. RAY-LANKESTER, puis KRUKENBERG ont constaté que l'hémérythrine offre cette particularité d'être rose lorsqu'elle est oxydée et incolore lorsqu'elle est réduite. Pour GRIFFITHS (1892) elle est rouge dans le sang artériel et brune dans le sang veineux chez le Phascolosome. BENHAM (1897) chez le même la voit rouge bordeaux oxydée, et rose ou verdâtre lorsqu'elle est réduite. Chez le Siponcle, elle serait rose en présence d'oxygène, incolore par réduction. Enfin CUÉNOT (1901) chez les Sipunculien la déclare jaune ou rose dans le corps de l'animal, rouge brun chocolat à l'air, jaune par le vide et les corps réducteurs.

La solution d'hémérythrine de teinte pâle brunit en présence d'oxygène. L'hémérythrine existe donc sous deux états, l'*hémérythrine* ou *oxyhémérythrine* brunâtre ou rougeâtre et l'hémérythrine réduite, *hémérythrogène* de KRUKENBERG, jaunâtre ou incolore, qui se colore par agitation à l'air avec une grande facilité.

L'hémérythrine est un pigment respiratoire de nature albuminoïde puisqu'il donne la réaction de MILLON et par les coagulants des albuminoïdes un précipité rose fleur de pêcher. J'ai pu constater cette propriété par la chaleur et par l'emploi des fixateurs histologiques sur des solutions d'hémérythrine obtenues par laquage des globules de la lymphe du Siponcle suivant le procédé indiqué par CUÉNOT (1901).

On n'a pu jusqu'ici obtenir l'hémérythrine cristallisée. Cependant, M. CUÉNOT a constaté l'existence dans les hématies des Géphyriens de fines aiguilles qui remplissent la cellule. Il s'agit peut-être d'hémérythrine ou d'un produit voisin.

L'hémérythrine existe chez les Sipunculien non seulement

dans les hématies du coelome mais dans la paroi de l'intestin et autour du cordon nerveux.

Pour CUÉNOT la valeur respiratoire de l'hémérythrine serait analogue à celle de l'hémocyanine.

Le seul exemple connu de la présence de l'hémérythrine chez les Polychètes est le cas de la *Magelona* où BENHAM (1897) a montré que les globules du sang ont une teinte garance en présence d'oxygène qui devient d'un blanc terne dans l'eau privée d'air. Au microspectroscope il n'a eu aucune bande d'absorption.

La *Magelona* se distingue donc de tous les autres Polychètes par la présence d'hématies et par le pigment spécial qui les charge (voy. p. 153).

2° *Chlorocruorine* : La *chlorocruorine* est un pigment vert ou rouge qui existe chez la plupart des Sabelliens, des Serpuliens, des Chlorémiens et des Ampharétiens parmi les Sédentaires et aussi chez quelques Errants, notamment *Chrysopetalum fragile* (Palmyriens).

De QUATREFAGES (1865) a signalé comme seule exception parmi les Sabelliens, la *Sabella saxicava* dont le sang serait rouge, mais comme nous le verrons, la chlorocruorine peut présenter cette teinte.

Vue pour la première fois par MILNE-EDWARDS chez une Sabelle (1857) la chlorocruorine a été étudiée et dénommée par RAY-LANKESTER (1868 et 1870) chez un *Siphonostoma*, puis chez la *Sabella ventilabrum*. Il a considéré d'emblée la chlorocruorine comme un pigment respiratoire comparable à la cruorine rouge de STOKES, l'hémoglobine. Pour RAY-LANKESTER la chlorocruorine serait verte à l'état d'oxydation et passerait au rouge par réduction. Cette affirmation fut contredite par KRUKENBERG qui expliqua les deux colorations observées par RAY-LANKESTER par le phénomène de dichroïsme très marqué que présentent les solutions du pigment vert.

Il est facile en effet de se rendre compte, comme j'ai pu le faire sur de gros Sabelliens, que les vaisseaux paraissent verts par transparence, mais se montrent d'un brun rougeâtre en lumière réfléchie. Cela est vrai surtout pour les vaisseaux volumineux qui paraissent souvent rouges par exemple chez le *Spirographis Spallanzanii*, le *Branchiomma vesiculosum*, la *Sabella pavonina*.

La chlorocruorine est un albuminoïde renfermant du fer assez voisin de l'hémoglobine. Son spectre d'absorption est cependant assez différent. D'après les figures qu'en donne RAY-LANKESTER (1870), il y a deux bandes comme dans l'oxyhémoglobine, mais elles sont reportées vers A. La plus foncée et la plus large est entre C et D, près de D, l'autre plus étroite entre D et E. En ajoutant des réducteurs, on voit les deux bandes se fusionner en une seule ayant à peu près la même position que la plus sombre des deux, immédiatement à gauche de D. Par agitation à l'air ou par un courant d'oxygène, les deux bandes réapparaissent.

MAC MUNN (1885) a refait cette étude spectroscopique sur la *Serpula contortuplicata* avec des résultats comparables. GRIFFITHS a donné les chiffres $\lambda = 618$ à $593 \mu\mu$ et $\lambda = 576$ à $554,5 \mu\mu$ pour la position respective des bandes du spectre de l'oxychlorocruorine.

Comme l'a fait remarquer MAC MUNN à propos de la *Serpula contortuplicata*, il est évident qu'il existe toute une gamme de chlorocruorines présentant des variétés très différentes par la teinte et la position des bandes spectrales.

Le sang de *Serpula* est rouge et MAC MUNN a trouvé qu'il donne à peu près le même spectre que la chlorocruorine ou que le sang de *Sabella*, ce qui a été confirmé par GRIFFITHS (1892). Il existerait pour MAC MUNN, et la chose paraît très probable, toute une série de chlorocruorines dont la teinte varie du rouge

brun foncé au vert le plus tendre avec de légères différences spectrales.

GRIFFITHS (1892) a déterminé la composition chimique de la chlorocruorine. Les analyses lui ont donné la formule brute $C^{569} H^{485} Az^{143} Fe S^3 O^{167}$. Mais personne, à ma connaissance, n'a obtenu la chlorocruorine cristallisée. Je crois être le premier à l'avoir fait. Par évaporation d'une solution de chlorocruorine du *Spirographis Spallanzanii*, j'ai obtenu des cristaux d'un vert brunâtre diversement maclés. Ce sont des prismes groupés en faisceaux, en X et plus souvent encore en oursins. Il s'agit là de la chlorocruorine cristallisée ou d'un corps dérivé assez voisin (pl. II, fig. 36).

GRIFFITHS a vu que la chlorocruorine traitée par les acides et les alcalis se détruit en donnant à la fois une hématine, une matière albuminoïde et des acides gras.

Traitant la chlorocruorine du *Spirographis Spallanzanii* et de la *Sabella pavonina* par l'HCl naissant comme dans la réaction de TEICHMANN, j'ai obtenu des cristaux d'hémine absolument typiques, ce qui confirme l'existence de l'hématine dans le noyau de la chlorocruorine (pl. II, fig. 27).

J'ai répété sur un certain nombre de Polychètes à sang vert appartenant à plusieurs familles la réaction de TEICHMANN. J'ai toujours vu ce sang virer au brun rouge, puis laisser déposer des cristaux d'hémine très analogues à ceux que donne l'hémoglobine (*Sabella pavonina*, *Branchiomma vesiculosum*, *Spirographis Spallanzanii*, *Chlorœma Dujardini*).

Les chlorocruorines sont donc proches parentes des hémoglobines. Comme celles-ci, elles renferment du fer et leur noyau coloré est formé par l'association de plusieurs noyaux de pyrrol substitués.

D'ailleurs, dès 1869, RAY-LANKESTER a montré que la chlorocruorine traitée par le cyanure de K et le sulfhydrate d'ammo-

niaque donnait un spectre à deux bandes comparable à celui que donne l'hémoglobine traitée de même façon. Il a trouvé une série de réactions comparables qui l'ont amené à penser que ces deux corps ont une base commune, l'hématine. L'obtention de cristaux d'hémine prouve de façon irréfutable l'exactitude de cette supposition.

Le rapprochement avec l'hémoglobine peut être poussé très loin. Faisant agir l'eau oxygénée sur la chlorocruorine du Spirographe, j'ai vu ce pigment prendre une teinte brune par formation d'un composé comparable à la méthémoglobine et qu'on pourrait nommer la *métachlorocruorine*.

La chlorocruorine est un albuminoïde qui est coagulé par l'alcool en prenant une teinte rouge, comme j'ai pu l'observer à plusieurs reprises. J'ai vu de plus qu'une solution de chlorocruorine traitée par HCl dilué donne un précipité rouge brun soluble dans l'éther où sa solution est d'un brun vert.

Oxydée la chlorocruorine présente le plus souvent une teinte verte très intense. Par réduction, cette teinte pâlit. J'ai constaté sur beaucoup d'espèces que la chlorocruorine se conduisait comme une peroxydase vis-à-vis du mélange benzidine-eau oxygénée. Au cours de recherches d'ensemble sur les peroxydases, M. MARCEL PRENANT (1921) (2) a fait une constatation analogue. RAY-LANKESTER dès 1869 avait noté la coloration bleue fournie par la chlorocruorine avec la teinture de gaïac en présence d'eau oxygénée.

FULTON (1921) a prétendu que la chlorocruorine existerait dans les téguments des Polychètes qui en présentent dans le sang. Cette affirmation me paraît discutable, car j'ai vu beaucoup d'autres pigments dans les téguments de ces Annélides et une teinte verte ne peut suffire pour affirmer la présence de la chlorocruorine. Je n'en veux pour preuve que le fait signalé par KRUKENBERG (1882) qui décrit dans les œufs du *Siphonostoma diplochaitos*, Polychète à chlorocruorine, un pigment vert,

la *chlorochromine*, encore mal connu mais certainement différent de la chlorocruorine. En solution aqueuse, il donne un spectre à deux bandes, une sur C et une avant D. En solution alcoolique, il n'y a qu'une bande près de F. En solution dans le chloroforme ou dans l'éther, il ne fournirait pas de bande.

Il résulte de tout ce qui précède que la chlorocruorine qui se trouve toujours en dissolution dans le plasma du sang vasculaire, quelquefois aussi dans la lymphe comme chez le Spirographe est un pigment voisin de l'hémoglobine et donnant, comme ce pigment, la réaction de TEICHMANN. Par les corps oxydants, il m'a fourni aussi un corps brun comparable à la méthémoglobine. De plus, comme l'hémoglobine, il peut exister sous une forme cristallisée. La chlorocruorine ne charge jamais des hématies.

3° *Hémoglobine*. — L'hémoglobine est le pigment respiratoire le plus répandu chez les Polychètes. Son existence a été admise comme presque générale par MILNE-EDWARDS (1837), mais c'est RAY LANKESTER (1872) qui a prouvé sa présence par la spectroscopie dans le sang vasculaire d'un certain nombre d'Annélides : parmi les Polychètes il l'a signalée chez *Ophelia*, *Cirratulus*, *Terebella*, *Eunice*, *Nereis*. Ses constatations ont été confirmées par KRUKENBERG (1880-1882) qui a retrouvé ce pigment dans le sang de l'Arénicole et de la *Nereis cultrifera* et par VELICHI (1900) et GAUTRELET (1903). J'ai moi-même confirmé son existence dans le sang vasculaire et dans les hématies d'un assez grand nombre d'espèces, par la réaction de TEICHMANN.

L'hémoglobine des Annélides est-elle semblable à celle des Vertébrés? M^{me} PEYREGA (1912) n'a trouvé que des différences minimales entre l'hémoglobine de l'Arénicole et celle du cheval au point de vue spectroscopique. M. VLÈS (1919), par contre, comparant l'hémoglobine du cheval à celle de la *Marphysa sanguinea* et à celle de l'Arénicole, a constaté quelques diffé-

rences optiques qu'il attribue à une structure moléculaire aberrante de la protéide chez les Annélides. Il se demande si l'hémoglobine de ces derniers ne correspond pas aux *protohémoglobines* dont on a admis théoriquement l'existence.

Même si on doit admettre avec M. VLÈS que l'hémoglobine des Polychètes n'est point semblable à celles des Vertébrés, cette différence n'a sans doute qu'une faible importance physiologique. D'ailleurs y a-t-il deux hémoglobines absolument identiques et ne sait-on pas que les hémoglobines des Mammifères cristallisent dans des systèmes différents, ce qui est peut-être l'indice de différences spécifiques de structure moléculaire (REICHERT et BROWN 1909).

Contrairement à la chlorocruorine, l'hémoglobine charge souvent des hématies chez les Polychètes, comme j'ai pu le vérifier par la réaction de TEICHMANN dans la plupart des cas examinés. Cette réaction n'est d'ailleurs pas absolument probante, puisqu'elle est donnée aussi par la chlorocruorine comme nous l'avons vu ci-dessus.

B. — LES HÉMOCYTES.

Avant d'aborder l'étude des cellules du sang vasculaire, il est nécessaire de dire un mot des vaisseaux et de leur développement pour éclairer la question de l'origine de ces cellules.

Il s'agit là de problèmes délicats qui ont fait l'objet de recherches nombreuses et contradictoires, et la lumière n'est point encore faite, même sur la question de l'existence ou de la non-existence d'un endothélium à l'intérieur des vaisseaux sanguins des Annélides.

Les cavités vasculaires constituent dans ce groupe un système parfaitement clos, l'*hémocœle*, sans aucune relation même embryologique avec la cavité coelomique. Ces faits ont été

établis par les recherches de KOVALEWSKY (1871), de VEJDOVSKY (1879), de SALENSKY (1883), de LANG (1903).

La cavité de l'hémocoèle n'est pas creusée dans l'intérieur d'un des feuillets blastodermiques mais dans le plan de séparation de deux et plus souvent de trois d'entre eux. Elle est formée par le vide résultant de l'écartement de ces feuillets. Par suite de leur mode de formation, les vaisseaux sanguins n'auront pas d'endothélium interne et cet endothélium regardera vers le coelome alors que sa basale se trouvera au contact du sang.

A cette conception, défendue par LANG (1903), s'oppose celle de VEJDOVSKY (1905 et 1906) qui a supposé l'existence d'un vasothélium d'origine endodermique, dérivant spécialement des cellules de remplacement de l'épithélium intestinal. Il se creuserait une lumière limitée par un endothélium.

La manière de voir de VEJDOVSKY a été très combattue même chez les Oligochètes. Chez les Polychètes, BERGH (1900), a constaté que les gros vaisseaux n'ont point d'endothélium propre et sont limités par une mince lame anhiste. Quant aux petits vaisseaux ils seraient limités uniquement par l'endothélium coelomique, dont la basale serait tournée vers la lumière.

La structure décrite par BERGH est en effet celle qu'on observe le plus souvent. Mais il y a des faits contradictoires. GALVAGNI (1904) a trouvé un endothélium en dedans de l'intima dans le vaisseau dorsal de *Ctenodrilus*. De même, ZÜRCHER (1908) chez l'*Owenia* a vu des noyaux un peu aplatis, saillants dans la lumière, mais n'existant que dans certaines régions. D'ailleurs, BERGH (1900) lui-même chez *Lumbricus* a vu des noyaux mais seulement aux points où se trouvent les valvules.

Nous n'entrerons pas ici dans les discussions relatives à la

structure de la paroi des vaisseaux. Retenons seulement que le plus souvent les constatations de BERGH se trouvent vérifiées et qu'on ne trouve pas d'endothélium continu à l'intérieur des vaisseaux. On voit seulement quelques cellules faisant généralement une assez forte saillie dans la lumière, entourées d'un cytoplasme clair qu'il faut considérer peut-être comme des hémocytes accolés à l'intima du vaisseau.

Il y a des cas cependant où la présence d'un endothélium interne n'est guère niable comme dans certains petits vaisseaux de la *Pista cristata* (pl. IV, fig.6). Dans ce cas, j'ai observé des noyaux aplatis qui donnent bien l'impression d'un endothélium.

De même, dans la région indifférenciée qui se trouve dans la partie postérieure des Aphroditien et des Phyllodocien, au point où la lumière du vaisseau va disparaître, cette lumière est limitée par des cellules assez hautes [rangées comme un épithélium, ce qui semblerait pouvoir donner quelque crédit au *vasothélium* décrit par VEJDOWSKY (1905 et 1906).

Ceci dit passons à l'étude générale des hémocytes. Le terme d'hémocyte me paraît préférable à celui d'hématie employé par beaucoup d'auteurs pour désigner les cellules du sang circulant et qui ne peut créer que de la confusion.

On a cru pendant longtemps que le sang vasculaire des Chétopodes était dépourvu de tout globule, et WILLIAMS (1852) écrivait : « *In no single species among the Annelida does the blood proper contain any morphotic elements watever!* » Cependant, quelques auteurs comme R. WAGNER, GEGENBAUR, avaient signalé l'existence de cellules dans le sang circulant avant cette date.

Mais c'est à QUATREFAGES (1865) qu'on doit d'avoir montré l'existence de globules dans le sang d'un Hésionien, sa *Syllis armata*, avec quelque précision. Après lui, CLAPARÈDE (1868)

montra l'existence d'hémocytes chez l'*Ophelia radiata*, l'*Audouinia filigera*, le *Cirratulus chrysoderma*, plusieurs Térébelliens, un Eunicien le *Staurocephalus*.

BLOMFIELD et BOURNE (1881) ajoutèrent à la liste *Eunice* et *Nereis* et proclamèrent la généralité probable de l'existence des globules hématiques.

CUNNINGHAM (1888) signale chez un Chlorémien, la *Trophonia plumosa* de petits corpuscules ovales assez rares. M. CUÉNOT (1891) retrouve des amibocytes hématiques dans un certain nombre d'espèces. Il a observé leurs mouvements amiboïdes et vu chez certains des granules réfringents. Il les compare aux amibocytes du coelome et croit à leur existence dans toutes les espèces à sang coloré, mais chez elles seules.

Nous avons noté au cours de la première partie la présence d'hémocytes dans presque toutes les espèces que nous avons étudiées, même dans le groupe des Polychètes à sang incolore, de telle façon que nous pouvons déclarer que la généralité de leur existence ne fait pas de doute.

Y a-t-il entre tous ces globules des caractères morphologiques communs et pouvons-nous retirer de notre étude une conclusion générale susceptible de nous éclairer sur le rôle, sur la signification et sur l'origine de ces cellules ?

Les *hémocytes* (amibocytes hématiques de M. CUÉNOT) nous sont apparus le plus souvent comme des cellules de taille réduite, présentant l'aspect de *microlymphocytes* dont les dimensions peuvent ne pas dépasser 3 à 4 μ . (pl. I, fig. 35, 41, 42 ; pl. III, fig. 31, 34, 35, 45, 46 ; pl. IV, fig. 2, 3, 4).

Souvent, comme c'est le cas chez l'Arénicole et chez les Néréidiens, les hémocytes prennent une forme nette et constante de cellules fusiformes (pl. III, fig. 35 ; pl. IV, fig. 4).

A côté de ces microcellules, on en voit d'autres qui ont des propriétés amiboïdes et ressemblent à de petits leucocytes

hyalins analogues à ceux qu'on rencontre dans le coelome, mais presque toujours plus petits.

Un des caractères les plus frappants des hémocytes est la forte chromaticité de leur noyau, beaucoup plus grande que celle des leucocytes du coelome et qui ne peut guère être comparée qu'à celle des hématies de certains types (Glycériens). Le noyau est souvent homogène et présente un état ressemblant à la pycnose. Le noyau en bâtonnet fortement colorable des hémocytes des Néréidiens est frappant et ces cellules sont fort différentes des coelomocytes parmi lesquels on n'observe rien de comparable (pl. III, fig. 35).

Dans quelques cas, il s'agit de leucocytes plus volumineux ressemblant aux monocytes du coelome et présentant dans leur cytoplasme des grains d'excrétion qui correspondent aux granules jaunes de M. CUÉNOT. J'en ai vu des exemples chez la *Dodecaceria concharum* et la *Travisia Forbesii* (pl. V, fig. 5) dans le vaisseau dorsal surnuméraire.

En somme, les hémocytes des Polychètes se présentent soit comme des lymphocytes de très petite taille à noyau très colorable, soit comme des lymphocytes un peu plus volumineux ou des monocytes.

Les hémocytes ayant le plus souvent la forme de microlymphocytes sont à rapprocher des petits lymphocytes décrits par BETANCES (1922) dans le sang des Lamellibranches.

Parfois, on trouve à côté de ces lymphocytes qui dominent des leucocytes plus volumineux.

Dans certaines espèces les hémocytes sont assez grands comme c'est le cas chez les Polychètes dont le sang est incolore où M. CUÉNOT et plusieurs auteurs après lui ne les avaient point aperçus. Je les ai vus avec netteté chez les Phyllodociens et chez les Aphroditiens (pl. VI, fig. 7).

En ce qui concerne la multiplication des hémocytes, j'ai

observé d'une façon particulièrement nette chez les Néréidiens leur division amitotique (pl. II, fig. 15).

C'est par ce processus que ces cellules augmentent de nombre et on voit en foule de telles figures dans les vaisseaux transversaux de la *Perineris cultrifera* et le sinus sanguin de la *Travisia Forbesii*.

Pour ce qui est de l'origine des hémocytes, LANG les regarde comme de même origine que les coelomocytes. Ce seraient des *coelomocytes exotropiques* qui apparaîtraient pour lui dans les vaisseaux par suite de hernies de l'épithélium péritonéal constituées par les valvules ou le corps cardiaque.

Cette théorie me paraît peu vraisemblable. Il est en effet des Polychètes chez lesquels le corps cardiaque apparaît très tard comme l'Arénicole et où les hémocytes existent nombreux chez les individus jeunes. De plus, ces cellules se rencontrent dans des espèces qui n'ont ni corps cardiaque, ni valvules, ni formations comparables. Ce sont même les espèces les plus nombreuses. On est donc obligé d'admettre une origine coelomique des hémocytes pénétrant dans les vaisseaux par *diapédèse*.

M^{lle} DYRSSEN (1912) admet cette manière de voir. De Bock (1900) considère chez les Oligochètes que hémocytes et lymphocytes du coelome ont une origine commune et que leurs différences proviennent des milieux différents dans lesquels ils se développent.

La théorie de l'origine coelomique est possible mais non prouvée. Je n'ai jamais constaté la diapédèse en question. De plus les hémocytes ont souvent une morphologie un peu différente de celle des coelomocytes. Ils sont en général beaucoup plus petits, plus petits même que les plus jeunes lymphocytes du coelome, et la constance de leur forme me pousse à leur donner une origine autochtone. Une telle origine n'est-elle pas

probable pour les hématies des *Némertiens*, de la *Phoronis*, de la *Magelona* ?

Les faits que j'ai observés dans la région postérieure indifférenciée des Aphroditiens : présence de cellules assez hautes, cubiques ou piriformes formant une sorte d'épithélium interne au vaisseau s'accorderaient assez bien avec la théorie de VEJDovsky. Dans d'autres espèces, chez la *Pista cristata*, dans le cœur de la *Terebella lapidaria* l'existence au moins partielle d'un endothélium n'est pas niable (pl. IV, fig. 1 et 6). Comme l'avait admis RAY-LANKESTER (1878) chez le Lombric, on pourrait considérer les hémocytes comme l'endothélium détaché sous forme de cellules libres, ce qui pourrait expliquer l'absence presque complète de ce dernier qui est le cas général chez la majorité des Polychètes.

Il est possible aussi, à mon sens, que les hémocytes dérivent de cellules du mésenchyme primitif de la trochophore dont quelques cellules se trouveraient prises dans la lumière du blastocœle lorsqu'il devient hémocœle.

En somme, ces trois hypothèses sont possibles et on ne sait laquelle admettre. Le seul fait certain, c'est que les hémocytes sont capables de se multiplier activement par division directe dans les vaisseaux, comme je l'ai noté.

Quel est le rôle des hémocytes ? M. CUÉNOT admet qu'ils sécrèteraient le pigment respiratoire par l'intermédiaire des grains jaunes qu'on y observe quelquefois. Il a fait jouer un rôle analogue aux grains jaunes du corps cardiaque.

Cette manière de voir ne peut plus être soutenue aujourd'hui. Les grains du corps cardiaque, nous l'avons établi, sont des grains d'excrétion, quant aux grains jaunes que nous avons observés dans les hémocytes de plusieurs espèces, leur nature de grains d'excrétion est également certaine.

Les hémocytes sont des leucocytes d'origine soit autochtone,

soit exotropique qui jouent dans le sang un rôle analogue à celui qu'ils jouent dans la lymphe périviscérale. Mais il n'est pas impossible, quoiqu'il soit fort difficile de le démontrer, qu'ils contribuent à la sécrétion des pigments respiratoires en dissolution dans le plasma. La forte chromaticité de leur noyau, les phénomènes de pycnose qu'on y décèle et qui contrastent avec l'apparence des noyaux des lymphocytes du coelome, la coloration naturelle jaune que présentent ces cellules chez les Cirratulien plaident en faveur de cette thèse.

On a de plus fréquemment l'impression de noyaux nus dont le cytoplasme semble se détruire pour constituer le plasma hémoglobique. Il est cependant difficile d'acquiescer une certitude à ce sujet.

La question de l'origine de l'hémoglobine et de la chlorocruorine me paraît insoluble dans l'état actuel de la technique. On ne peut avoir que des présomptions. Les résultats obtenus à ce sujet par GLOBUS (1917) me semblent des plus discutables. Il aurait vu chez l'Arénicole de grandes cellules granuleuses entourant les vaisseaux, dont elles forment directement la paroi, vidant leur contenu granuleux dans la lumière du vaisseau. Ces granulations seraient éosinophiles et se seraient montrées riches en fer. Je me demande si les grandes cellules granuleuses dont parle GLOBUS, dont je n'ai connu le travail que par une analyse, ne sont pas des chloragocytes. Je n'ai jamais pu déceler le fer dans ceux-ci et si je l'ai vu avec netteté dans les grains d'excrétion du corps cardiaque, je crois que le rôle de ce dernier dans la production des pigments respiratoires est nul, comme semble l'indiquer son absence chez un grand nombre d'espèces. Le fer ne s'y trouverait que comme un reliquat, provenant de la destruction de la molécule d'hémoglobine mêlé aux autres produits d'excrétion. Ce rôle du corps cardiaque dans la production du pigment respiratoire a été admis par plu-

sieurs auteurs, comme nous l'avons vu au chapitre traitant de cet organe. Il ne me paraît guère soutenable.

On en est réduit à admettre que l'hémoglobine est produite soit par les hémocytes, soit par les cellules de l'épithélium coelomique enveloppant les vaisseaux.

En somme, de notre étude se dégagent plusieurs faits : tout d'abord la notion de l'existence absolument générale des hémocytes. Ce sont des cellules qu'on n'a point le droit de qualifier d'hématies. Elles ressemblent aux lymphocytes du coelome et ne s'en distinguent que par leur petitesse et la grande chromaticité de leur noyau. La multiplication de ces cellules se fait par amitose.

CHAPITRE II

LA LYMPHE PÉRIVISCÉRALE

Le liquide coelomique, que nous avons désigné dans ce travail sous le nom de lymphe périviscérale, mérite le nom de lymphe par son rôle comme par sa composition.

C'est un liquide salin qui contiendrait, d'après M. CUÉNOT, 3 p. 100 d'albuminoïde dissous, mais, comme nous l'avons vu, il se montre dans certains groupes, les Aphroditiens par exemple, très pauvre en albumine. BOTTAZZI (1897) a montré que la lymphe des Invertébrés marins avait une tension osmotique égale à celle de l'eau de mer, $\Delta = -2^{\circ},3$, correspondant à 28 atmosphères, contre $\Delta = -0^{\circ},60$ pour les Mammifères correspondant à 8 atmosphères. Ce liquide, souvent riche en globules, qui peuvent être des leucocytes de types divers et même des hématies, remplit chez tous les Polychètes la cavité coelomique presque toujours assez vaste. Il est soumis à une véritable circulation du fait des contractions des parois du corps, car chez la plupart des espèces, les dissépiments, lorsqu'ils existent, sont le plus souvent perforés permettant le déplacement et le brassage de ce liquide.

La présence de la lymphe périviscérale est absolument générale chez toutes les espèces de Polychètes, même chez celles qui sont dépourvues, par le fait d'une régression, de tout appareil vasculaire. C'est donc le plus général en même temps que le plus simple de tous les milieux intérieurs qu'on peut rencontrer dans ce groupe.

La lymphe périviscérale représente une humeur qui semble *a priori* presque spéciale aux Polychètes. C'est le seul groupe, avec peut-être les Némertiens, où on la trouve parfaitement séparée du sang.

Les homologies qu'on pourrait établir avec les Echinodermes sont par trop incertaines pour qu'il soit utile d'insister.

Par contre, le liquide coelomique des Annélides a certainement la même valeur que le liquide qu'on trouve en quantité normalement très réduite dans les cavités séreuses des Mammifères.

Il est probablement aussi homologue de la lymphe des Vertébrés dont les relations avec les séreuses, malgré de nombreux travaux, sont encore mal précisées. Le seul fait établi est le passage réel et rapide des liquides des séreuses aux espaces lymphatiques, sans qu'on ait démontré l'existence de vrais orifices de communication.

Chez les Vertébrés toutefois, il n'y a point, comme chez les Chétopodes, séparation complète entre le système sanguin et la lymphe. Les Hirudinées pourraient à ce point de vue être considérées, selon moi, comme un type intermédiaire, car cette communication existe et leurs *sinus coelomiques* pourraient être considérés comme une ébauche de système lymphatique. On sait en effet que chez les Vertébrés inférieurs, les vaisseaux lymphatiques se disposent autour des gros vaisseaux sanguins sous forme de gaines lymphatiques. Il en est fréquemment ainsi pour les sinus coelomiques des Hirudinées.

Il semble donc que le liquide cavitaire des Annélides Polychètes peut être considéré sans trop d'in vraisemblance comme l'homologue à la fois de la sérosité coelomique et de la lymphe des Vertébrés supérieurs.

La lymphe périviscérale des Polychètes se rapproche de la lymphe des Vertébrés, non seulement par sa situation, mais

par sa composition. Elle est comme celle-ci un liquide albumineux, équivalent à la fois à l'*histolymph*e et à l'*hémolymph*e de R. HEIDENHAIN. Comme elle, elle est riche en globules, comme elle, dans quelques espèces au moins, elle contient une albumine spontanément coagulable, le fibrinogène.

Nous avons noté par exemple chez l'Arénicole, la rapidité avec laquelle se coagule la lymphé donnant un réseau de fibrine et un caillot très rétractile. Je n'ai pu ni dans la lymphé, ni aux nœuds du réseau de fibrine apercevoir des cellules comparables aux plaquettes décrites par BETANCES (1921) dans le sang de l'Écrevisse, ce qui porte à croire que ce sont les leucocytes qui jouent dans cette espèce le rôle de producteur de la plasmase.

M. CUÉNOT (1891) avait admis que la fibrine manquait dans les groupes où la contractilité des sinus pouvait suffire à l'hémostase. Cette remarque, comme on le voit, n'a point une valeur générale.

Dans quelques espèces, surtout chez celles qui possèdent de la chlorocrurine, on trouve parfois ce pigment en dissolution dans le plasma de la lymphé. C'est le cas chez le Spirographe et chez les Chlorémiens. Chez ces derniers, le liquide coelomique est tantôt vert et tantôt rouge.

J'ai trouvé du fer dans la lymphé de l'*Eulalia viridis*, mais il n'est pas possible d'affirmer que ce fer soit en relation avec un pigment respiratoire dont nous avons noté l'absence dans l'appareil vasculaire des Phyllodociens.

Le plasma de la lymphé est le plus souvent incolore. La seule exception que nous ayons rencontrée est celle que nous venons d'indiquer chez certains Polychètes à chlorocrurine. Mais même lorsque le plasma est incolore, ce qui est le cas général, la lymphé offre une teinte particulière due soit à la présence d'hématies, soit à celles des éléocytes, dont la graisse,

nous l'avons vu, se montre le plus souvent colorée par un carotinoïde.

Nous avons trouvé une lymphe périviscérale rouge chez la *Terbellia lapidaria*, la *Travisia Forbesii*, l'*Amphitrite Edwardsii*, l'*Amphitrite rubra*, cette teinte étant due chez les deux premières espèces à l'hémoglobine qui charge les hématies, à un pigment teignant la graisse des éléocytes chez les deux autres.

Parmi les éléments du cœlome ou cœlomocytes, M. CUÉNOT distingue les amibocytes et les hématies. Nous distinguerons ici les leucocytes, en leucocytes proprement dits et en éléocytes. La morphologie très spéciale de ces leucocytes chargés de réserves que nous avons nommés éléocytes, justifie suffisamment une étude séparée.

Un premier paragraphe sera consacré aux leucocytes proprement dits, un deuxième aux éléocytes, un troisième aux hématies.

A. — Les leucocytes proprement dits.

1^o *Leucocytes hyalins* : De l'étude analytique faite dans la première partie se dégage la constatation de l'existence très générale des leucocytes, et ces formes leucocytaires rappellent assez bien les formes que nous sommes habitués à rencontrer chez les Vertébrés.

Dans toutes les espèces, nous avons observé le lymphocyte affectant souvent le type de microlymphocyte, avec gros noyau très colorable et mince écorce de cytoplasme présentant le plus souvent une réaction basophile. C'est le stade I de M. KOLLMANN. La multiplication de ces lymphocytes se fait le plus souvent par mitose.

Ils sont caractérisés par leurs mouvements amiboïdes et leur pouvoir phagocytaire, surtout marqué chez les lymphocytes d'assez grande taille.

Ces cellules semblent résulter de la multiplication de leucocytes hyalins ayant les caractères des *hémocytoblastes* de DANTSCHAKOFF (1918). Ce sont des lymphocytes de grande taille pourvus d'un chondriome formé de granulations grossières.

Je les ai vus avec une particulière netteté dans le premier groupe, c'est-à-dire chez la *Travisia Forbesii* et la *Terebella lapidaria*. Ils se distinguent des autres leucocytes hyalins par la présence de ce chondriome, dont les autres types sont dépourvus (pl. IV, fig. 5 et 10).

Mais dans certains cas, les lymphocytes dérivent, de toute évidence, de cellules fixes qui sont le plus souvent des cellules de l'épithélium péritonéal devenues hautes et dont le cytoplasme est nettement basophile comme celui des microlymphocytes. Ces cellules doivent être considérées comme homologues des hémohistoblastes des Vertébrés (pl. V, fig. 1).

Par augmentation de la quantité du cytoplasme on passe à un type de leucocytes comparable aux monocytes des Vertébrés. C'est le stade II de M. KOLLMANN. Il s'agit de leucocytes hyalins dont la taille moyenne est de 10 à 15 μ . Chez les Glycériens nous avons vu ces leucocytes qui font office de macrophages atteindre jusqu'à 60 μ .

Un fait frappant, et qui me paraît assez spécial au groupe des Vers, est l'existence, on peut dire, absolument générale, du type que nous avons dénommé *leucocyte fusiforme*. Ce type de leucocyte a été observé pour la première fois par PICTON (1897) chez la *Polymnia nebulosa* et retrouvé par SIEDLECKI (1903) chez la même espèce.

Ces leucocytes sont remarquables par leur forme très allongée en fuseau, qui peut être poussée jusqu'à l'apparence d'une lanière, un peu élargie seulement au point occupé par le noyau de forme ovoïde. Nous avons observé chez l'*Amphitrite Edwardsii* et chez d'autres Térébelliens une telle forme très allongée.

M. MARCEL PRENANT (1922 (2) a montré des formes comparables dans le rhynchocœlome des Némertiens.

SIEDLECKI a considéré cette forme, comme la forme de repos des leucocytes chez les Annélides. Il me semblerait plus logique d'admettre une interprétation inverse, car il s'agit là d'une manifestation de l'amiboïsme de ces leucocytes.

J'ai en effet constaté tous les passages entre la forme arrondie et la forme en lanière. On voit certains leucocytes pousser d'abord un pseudopode, d'où une apparence piriforme puis un deuxième pseudopode apparaît, opposé au premier. Le type fusiforme se trouve alors réalisé (pl. VI, fig. 1 à 6 et pl. III, fig. 39 et 42 à 44).

Le cytoplasme des leucocytes hyalins est le plus souvent clair, dépourvu de granulations. Dans quelques cas cependant j'ai pu y déceler de rares granulations azurophiles.

Les réactifs des oxydases et des peroxydases ne teignent pas le cytoplasme de ces leucocytes. Ils colorent seulement quelquefois le noyau de ces cellules.

Dans certains cas, j'ai noté dans le cytoplasme de ces leucocytes la présence de mitochondries en grains grossiers entourant le noyau, quelquefois le chondriome revêt l'apparence de courts chondriocotes assez rares.

Ce sont ces cellules que je crois pouvoir rapprocher des hémocytoblastes (pl. IV, fig. 5 et 10).

Nous avons vu, à propos de l'Arénicole, que GAMBLE et ASHWORTH ont considéré les leucocytes hyalins de cette espèce comme dépourvus de pouvoir phagocytaire. Les injections de carmin m'ont montré le contraire et je considère les leucocytes à grains bruns qu'ils ont décrits dans cette espèce, comme des leucocytes ayant phagocyté des grains bruns provenant de la destruction des chloragocytes du cœlome.

Les leucocytes des Polychètes sont doués de toutes les fonc-

tions qui ont été décrites pour ces cellules chez les animaux supérieurs. Ils possèdent la motilité, la sensibilité et le pouvoir de sécréter des diastases.

Nous avons déjà signalé leurs mouvements amiboïdes, faciles à observer, et dont le type fusiforme n'est, selon nous, qu'une conséquence.

La mobilité des leucocytes est démontrée par la diapédèse. J'ai fréquemment rencontré en effet des leucocytes jusque dans l'épiderme où ces cellules transportent normalement les grains d'excrétion. Le fait avait été noté déjà par RACOVITZA (1895). J'en ai observé des exemples particulièrement évidents chez le Chétopère et chez la *Dodecaceria concharum*. Dans ces deux espèces, le pigment d'origine intestinale est visiblement transporté du tube digestif vers la peau.

Le pouvoir phagocytaire des leucocytes hyalins est très marqué chez la plupart des espèces. Nous en avons vu au cours de la première partie de ce travail de fréquents exemples. Sans parler des parasites qu'on rencontre souvent dans le coelome des Annélides, nous avons décrit la phagocytose des spermatozoïdes et des spermatogonies chez le Chétopère (pl. II, fig. 37 et 38), celle des hématies chez les Glycériens (pl. I, fig. 5) des spermatogonies et des granulocytes chez les Néréidiens (pl. I, fig. 45 et 47) par les formes hyalines des leucocytes.

Dans beaucoup d'espèces aussi nous avons rencontré la phagocytose de sarcolytes, comparables à ceux qu'a observés M. KOLLMANN (1908) chez les Echinodermes et dont l'existence très générale, est peut-être en relation avec une ébauche d'épitoque, comme l'a pensé M. A. DEHORNE (1922).

Le prétendu rôle excréteur des leucocytes n'est, selon moi, que la manifestation de leur pouvoir phagocytaire. Les leucocytes englobent les débris des chloragocytes tombés dans le

coelome. Chargés de grains d'excrétion, de chloragosomes, ils vont, poussés par un tactisme spécial, s'accumuler autour des néphridies constituant ces amas qui ont été considérés, nous l'avons vu, par beaucoup d'auteurs comme des organes lymphoïdes vrais (pl. II, fig. 13, 14, 24, 25).

Les leucocytes des Polychètes présentent aussi des fonctions de sécrétion manifestées par la production de diastases. Chez quelques espèces comme l'Arénicole, l'existence de plasmase dans les leucocytes n'est pas niable, car la lymphe chez cette espèce est spontanément coagulable et donne un caillot de fibrine très rétractile.

L'existence de ferments lipasiques et protéolytiques dans les leucocytes est démontrée aussi, comme nous le verrons à propos des éléocytes, par l'observation de la consommation des réserves accumulées à l'intérieur de ces cellules. S'effectuant sans destruction de ces cellules, elle ne peut s'expliquer que par l'intervention de ferments.

On voit donc que par toutes leurs propriétés, aussi bien par leur morphologie que par leur physiologie, les leucocytes des Polychètes peuvent être rapprochés des leucocytes des animaux supérieurs. Le type fusiforme seul semble assez spécial aux Vers, puisqu'il est général chez les Polychètes et existe aussi chez les Némertiens (pl. III, fig. 39).

2° *Granulocytes* : A côté des leucocytes hyalins, nous avons observé chez presque toutes les espèces, au point que nous avons le droit de dire que leur existence semble générale, des *granulocytes*.

Les *granulocytes* ne sont point comme le pensait M. KOLLMANN (1908), des leucocytes âgés dont le cytoplasme s'est chargé de granulations. Dans la plupart des types en effet et d'une façon particulièrement évidente chez la *Travisia Forbesii*, les *Néréidiens* et les *Glycériens*, nous avons noté l'exis-

tence de granulocytes de très petite taille. Ces leucocytes n'ont souvent pas plus de 5 à 6 μ . de diamètre et rappellent beaucoup par leurs dimensions et leur apparence, les microlymphocytes de la lymphe (pl. I, fig. 31 et 45 ; pl. II, fig. 26).

Ce fait me paraît important à signaler. L'apparition des granulations se fait à un stade très précoce, chez des cellules ayant un caractère évident de jeunesse et présentant l'apparence de microlymphocytes, provenant très probablement de la multiplication des leucocytes à caractère d'hémoblastes. Il s'agit de minuscules hémoblastes différenciés de très bonne heure, ressemblant à des érythroblastes lymphoïdes.

Les granulations sont au début tellement fines qu'elles dépassent les limites de la visibilité, mais m'ont paru être d'emblée oxyphiles. Comme nous le verrons, il semble même qu'il y ait chez les Polychètes une tendance vers la basophilie à mesure que les granulations deviennent plus âgées, mais cela seulement dans quelques espèces.

Les granulations leucocytaires ont toujours une forme nettement arrondie. Elles semblent dériver de mitochondries très fines ou, tout au moins, au début, elles ne sont pas possibles à distinguer des mitochondries véritables par la méthode de REGAUD. Ces granulations oxyphiles des Polychètes se montrent d'ailleurs constamment sidérophiles.

Les grains des leucocytes, grossissant, prennent un aspect ébrillant. Ils se montrent alors nettement oxyphiles, prenant l'éosine avec électivité. Par l'éosine, ils se colorent en rose brillant, surtout par l'éosine employée en solution diluée, et par la méthode de MANN. Ils prennent une teinte d'un rouge cuivré par le triacide d'EHRlich et l'éosine-orange et se colorent en rose par le GIEMSA, le TRIBONDEAU, en rouge par la fuchsine acide.

Par leur forme, leur réfringence et leurs réactions colorantes

ces granulations se rapprochent absolument des granulations α d'EHRlich.

Si l'oxyphilie des granulations leucocytaires est un fait assez général chez les Polychètes, sa généralité n'est cependant pas absolue.

Contrairement à KNOLL (1893) j'ai trouvé des granulations ayant un caractère amphophile-basophile chez les Capitelliens. M. KOLLMANN (1908) avait signalé des granulations de même caractère chez les Nephthydiens et les Glycériens. Comme on l'a vu, j'ai pu vérifier l'exactitude de ses observations en notant que dans les leucocytes âgés chez les Capitelliens et les Glycériens les granulations présentent un certain degré de métachromasie.

Chez les Capitelliens les granulocytes sont remarquables par leur volume assez considérable et l'abondance de leurs granulations. J'ai noté que ces granulocytes volumineux (25 à 30 μ) dérivent de formes plus petites dont les granulations sont oxyphiles. Il semble ici que la basophilie s'accroît à mesure que la cellule évolue et augmente de volume. Arrivé au terme de son développement, le granulocyte est franchement basophile avec métachromasie. Il en est de même chez les Glycériens où j'ai constaté une coloration violette des granulations par le bleu de UNNA et le vert de méthyle (pl. I, fig. 38; pl. III, fig. 13).

Chez les Glycériens, j'ai trouvé, à côté des leucocytes à granulations basophiles métachromatiques, des leucocytes volumineux assez rares, dont les grains plus gros (2 μ) et arrondis sont nettement oxyphiles et enfin une troisième variété contenant des grains d'excrétion et possédant un noyau irrégulier en haltère.

On voit par là que si la granulation oxyphile est la plus répandue chez les Polychètes, elle n'est point la seule et que

plusieurs sortes de leucocytes granuleux peuvent coexister dans une même espèce comme chez les Vertébrés supérieurs, ce qui n'avait point encore été signalé, sans qu'il soit facile de dire le lien qu'ont entre elles ces diverses variétés de granulocytes.

Chez plusieurs espèces, j'ai noté, à côté des granulations oxyphiles, dans les granulocytes les plus volumineux l'apparition de sphérules graisseuses. Je les ai décrits chez la *Terabella lapidaria*, la *Travisia Forbesii*, les *Néréidiens* sous le nom de *granulocytes vacuolaires*, représentant sans doute une forme de passage entre les vrais granulocytes et les cellules que nous avons désignées sous le nom d'éléocytes (pl. I, fig. 35, 36, 37 et 21).

Pour ce qui est de leur origine, les granulocytes dérivent de toute évidence, de cellules ayant des caractères de lymphocytes ou d'érythroblastés lymphoïdes. Les granulations apparaissent très tôt, ce qui est contraire aux vues de GALVAGNI et de M. KOLLMANN (1908) qui considéraient les granulocytes chez les Annélides comme des leucocytes du stade II âgés, se chargeant tardivement de granulations.

Chez les Polychètes, le noyau des granulocytes est en général arrondi comme celui des myélocytes, il ne présente pas cette forme découpée que M. KOLLMANN a rencontrée dans quelques groupes chez les Invertébrés.

Comme le pensaient KUKENTHAL (1885) et MEYER (1887) la principale source des leucocytes représente l'épithélium cœlomique, et ses épaisissements constituent dans beaucoup d'espèces les vrais organes lymphoïdes. Ce processus est surtout marqué sur l'épithélium des petits vaisseaux qui traversent le cœlome. Il n'y a pas lieu d'admettre ici comme RACOVITZA (1894) chez la *Micronereis variegata* que les leucocytes naissent dans la région indifférenciée qui occupe le segment

postérieur et qu'elles vont ensuite se coller aux vaisseaux.

Il est évident que si les premiers leucocytes se forment aux dépens du mésenchyme, il s'en produit par la suite de beaucoup plus nombreux aux dépens de l'épithélium coelomique. Il peut s'en produire aussi par la multiplication des cellules libres ayant le caractère d'hémoblastes.

Les leucocytes des Polychètes sont plus faciles à rapprocher de ceux des Vertébrés que de ceux des Oligochètes. Dans ce groupe LIM-BOON-KENG (1895) et ROSA (1896) ont décrit des formes un peu spéciales de granulocytes, les *lymphocytes vacuolaires* de ROSA (*large granular cells* de LIM-BOON-KENG) dont les réactions colorantes ne sont pas assez bien connues pour qu'on puisse fixer leurs homologues. Elles existeraient chez les formes qui ont peu d'éléocytes.

Les leucocytes hyalins ont souvent le type fusiforme comme chez les Polychètes.

ROSA ne signale point de granulocytes comparables à ceux que nous avons observés, mais les *small granular cells* de LIM-BOON-KENG à grains oxyphiles semblent cependant y correspondre.

Il n'est pas utile d'insister longuement sur le parallélisme existant entre les éléments de la lymphe périviscérale des Polychètes et ceux des Vertébrés. La ressemblance est assez grande pour qu'on puisse confondre un frottis de lymphe de *Trasivia Forbesii* avec un frottis de sang de Batracien ou de Cyclostome.

Elle s'accuse lorsqu'on étudie les réactions des granulations leucocytaires. En général oxyphiles, ces granulations ont les propriétés des granulations α . Dans certains types (Glycériens, Capitelliens) on trouve des leucocytes volumineux dont les grains basophiles avec métachromasie méritent d'être rapprochés de ceux des mastzellen des Vertébrés, mais ces

leucocytes semblent passer par un stade jeune oxyphile.

B. — Les éléocytes.

Les éléocytes sont des leucocytes transformés. Ce sont des leucocytes géants chargés de graisse et présentant en outre le plus souvent des granulations oxyphiles.

La découverte des éléocytes semble devoir être attribuée à WILLIAMS (1852) qui signale en effet chez la *Terebella nebulosa* l'existence de cellules qu'il nomme *smooth-edged-oval cells* et qu'il considère comme dépourvues de noyau. C'est au même auteur que revient le mérite d'avoir observé le premier des éléments comparables chez les Oligochètes.

Entrevues par quelques auteurs, ces cellules ont été bien étudiées par CLAPARÈDE (1868) qui les a retrouvées dans plusieurs familles de Polychètes. Il les observa en premier lieu chez la *Nereis coccinea* où il nota l'existence d'un corps graisseux avant la maturité sexuelle. Il vit que ce tissu arrive à remplir la cavité coelomique à cette époque et constata l'existence de la graisse dans ces cellules. Il les retrouva chez la *Nereis peritonalis* et *Perinereis cultrifera* puis plus tard (1873) chez *Nereilepas caudata*. Il nomma le tissu que forment ces cellules pressées dans le coelome, tissu *connectif adiposexuel*, pensant qu'il s'agit d'un tissu conjonctif modifié qui donne naissance aux éléments sexuels.

En dehors des Néréidiens, CLAPARÈDE a découvert des cellules graisseuses flottant dans le coelome chez les Serpuliens et les Térébelliens. Il ne donne pas de nom particulier à ces cellules et ne songe pas à établir de rapprochement entre le corps adiposexuel des Néréidiens et les cellules graisseuses des Térébelliens et des Serpuliens.

Cependant le rapprochement est légitime et j'estime que toutes ces cellules graisseuses doivent être désignées sous le

même nom. Les Annélides n'ont pas, en effet, de vrais corps gras. Cette apparence est due seulement à l'abondance des éléocytes chez les Néréidiens lors de la maturité sexuelle qui donne l'impression d'un vrai tissu, alors qu'il s'agit d'éléments libres.

PICTON (1897) nota l'existence de cellules grasses chez la *Polymnia* et deux espèces d'*Amohitrite* et songea à les comparer aux éléocytes que ROSA (1896) venait de décrire chez les Oligochètes.

Revues par plusieurs auteurs, ces cellules ont été étudiées avec soin pour la première fois par M. KOLLMANN (1908). Elles semblent cependant lui avoir échappé chez les Néréidiens. Il les décrit chez la *Spirographis Spalanzanii* et donne quelques indications relatives à ceux de la *Sabella pavonina* et de l'*Amphritite Edwardsii*.

M. KOLLMANN a précisé le fait entrevu par PICTON de l'existence dans ces cellules, en plus des granulations grasses, de très nombreuses granulations sphériques, incolores, acidophiles, très probablement de nature albuminoïde.

M. KOLLMANN a proposé de nommer ces cellules, *cellules adipo-sphéruleuses*. Je crois qu'il est préférable de leur conserver le nom d'éléocytes qui a la priorité et montre leur affinités avec les grands leucocytes à graisse des Oligochètes. De plus, ces leucocytes géants ne me paraissent pas pouvoir être rapprochés des *cellules sphéruleuses* dont les granulations sont amphophiles et souvent basophiles avec métachromasie, et que M. KOLLMANN lui-même compare à des sortes de Mastzellen.

Le nom de corps gras employé par A. DEHORNE (1914) chez la *Nereilepas fucata* me semble condamnable aussi pour les raisons indiquées plus haut.

Arrivé au terme de son développement, l'éléocyte est presque toujours une cellule volumineuse, sauf chez le *Branchiomma* où

elle est de petite taille (pl. I, fig. 23, 24, 29, 43, 39, 46, 48; pl. II, fig. 1, 2, 5, 6, 8, 9).

Le caractère le plus général de l'éléocyte est d'être chargé de graisse. C'est une cellule ayant accumulé les réserves nécessaires pour la métamorphose et le développement des produits génitaux. Les Annélides ne possèdent pas de tissu adipeux. Les éléocytes font l'office d'un tissu adipeux transitoire dont les réserves sont utilisées pour la métamorphose ou pour l'édification du vitellus.

Nous avons observé chez l'*Amphritite Edwardsii*, la *Travisia Forbesii* et un certain nombre de Serpuliens une histolyse musculaire, précédant la maturation des éléments sexuels, avec résorption phagocytaire des produits de l'histolyse.

L'éléocyte est donc une cellule libre bourrée de sphérules réfringentes dont nous avons noté dans tous les cas la nature graisseuse par le Soudan III et l'acide osmique. Il s'agit en général d'une graisse assez fluide et riche en acide oléique.

1^o *Granulations oxyphiles* : En dehors des enclaves graisseuses, on trouve des granulations qui sont rares ou abondantes, très petites ou assez volumineuses, suivant les espèces. Quelquefois, ces granulations peuvent se rassembler en boules assez grosses qui ne manquent pas d'analogie avec les corps de RUSSELL.

Dans certains cas, comme chez le Spirographe, les sphérules sont volumineuses et très abondantes et très serrées (pl. I, fig. 46). Parfois elles sont de petite taille, comme chez l'*Amphritite Edwardsii* (pl. I, fig. 39), mais toujours nombreuses. Dans quelques formes comme la *Lanice conchilega*, le *Branchiomma vesiculosum*, les Néréidiens, elles sont rares (pl. I, fig. 43, 23 et 24; pl. II, fig. 1 et 2).

Ces sphérules ont un caractère constant, c'est leur façon de se comporter vis-à-vis des réactifs colorants et microchimiques. Dans tous les cas examinés, elles se sont montrées nettement

oxyphiles, mais dans un mélange de colorants acides, elles prennent les moins acides.

Cependant, comme les granulations α d'EHRlich, le triacide les colore en rouge, les éosinates de bleu et d'azur de méthylène, le liquide de MANN en rose. Elles se colorent aussi par la laque ferrique, mais avec moins d'intensité que les grains verts.

Par leurs réactions colorantes, elles se rapprochent des granulations α . J'ai constaté qu'elles donnaient la réaction xanthoprotéique, ce qui confirme leur nature albuminoïde. Elles sont très probablement formées comme les granulations α de nucléoprotéides ainsi que PETRY (1908 et 1912) et MARCEL PRENANT (1922) (2) l'ont démontré pour ces dernières par des analyses *in vitro*.

La théorie de WEIDENREICH (1911) qui considère les granulations α comme des inclusions de nature hémoglobique est insoutenable chez les Invertébrés. L'hypothèse avancée par M. MARCEL PRENANT (1922) semble plus plausible. Elle consiste à considérer la granulation α comme formée d'une nucléoprotéide combinée à du calcium et peut-être constamment à du fer, ce que l'auteur a pu prouver par ses analyses. Cette constitution leur serait commune dans tous les groupes. Ce qui pourrait varier serait surtout la nature et la proportion de la protéine conjuguée à la nucléine.

Cette hypothèse a l'avantage, sans s'opposer à la théorie hémoglobique, de rendre compte de la grande constance des granulations α dans la série animale. Elle se concilie aussi avec l'origine nucléaire de ces granulations admise par beaucoup d'auteurs. L'auteur considère avec raison les granulations comme des grains de sécrétion. La chose n'est pas niable chez les Polychètes, où on peut suivre leur accroissement et où on les voit se former aux dépens de granulations très fines ayant les caractères de chondriosomes (*Travisia*) dans les granulocytes.

Il en est de même dans les éléocytes où les granulations sont souvent précédées de grains moins oxyphiles ou basophiles.

On ne peut admettre la théorie de WEIDENREICH chez les Polychètes. Un argument qui me paraît, à ce point de vue, assez fort, c'est que les espèces chez lesquelles le coelome est bourré d'hématies à hémoglobine comme les Capitelliens et les Glycériens ont, comme je l'ai montré, de gros leucocytes à granulations basophiles et métachromatiques, alors qu'il eût été logique de trouver uniquement des éosinophiles.

Les granulations α des éléocytes, encore plus sûrement que celle des granulocytes ordinaires, sont des grains de sécrétion de nature albuminoïde se développant progressivement, qui ne peuvent être expliquées par une phagocytose de débris hémoglobiques. L'hypothèse de M. MARCEL PRENANT est donc ici très satisfaisante pour l'esprit.

Quel est le rôle des granulations oxyphiles? On sait pour ne parler que des Invertébrés, que M. KOLLMANN (1908) a montré par des expériences sur le *Carcinus mænas* qu'elles devaient être considérées comme des réserves disparaissant par le jeûne et augmentant par une nutrition intensive.

MM. CAULLERY et MESNIL (1898) ont montré avant lui que les granulations oxyphiles des grands leucocytes de la *Dodecaceria*, que nous avons le droit de considérer comme des éléocytes, sont consommées lors de la maturation des produits génitaux. Leur rôle de réserve est évident.

Or toutes les observations que j'ai faites sur les éléocytes des Polychètes concordent absolument avec l'observation de MM. CAULLERY et MESNIL dont la portée me paraît considérable. J'ai toujours noté une consommation des réserves à l'époque de la maturité sexuelle marquée par la disparition de la graisse et des granulations albuminoïdes dans les éléocytes, avec, corrélativement, apparition de grains verts qui sont des corps

puriques que je considère comme d'origine endogène et résultant de la consommation des nucléoprotéides. J'ai décrit en effet dans les éléocytes de plusieurs espèces, la diminution de volume de la cellule, sa transformation en *sac à grains verts* par suite d'une dégénérescence spéciale due à la consommation des sphérules albuminoïdes et à leur transformation en corps puriques. Il s'agit là pour moi d'une sorte d'expérience naturelle montrant la nature des grains oxyphiles des éléocytes. Ce sont des réserves formées de nucléoprotéides. Il y a là, comme nous le verrons, des faits absolument superposables à ceux qui se passent dans le corps grassex des Insectes.

Les constatations ci-dessus exposées me semblent renforcer la conception considérant, chez les Invertébrés au moins, la granulation oxyphile comme une réserve. D'ailleurs, même chez les Vertébrés un certain nombre d'auteurs ont tenté d'établir ce rôle. BLUMENTHAL (1904) chez le Lapin, la souris, le cobaye et la grenouille, STEPHAN (1906) chez le Protoptère ont montré que la granulation oxyphile devait être considérée comme une réserve albuminoïde.

2° *Inclusions cristallines et grains verts* : A côté des sphérules oxyphiles et se colorant comme elles, nous avons signalé l'existence chez les Néréidiens de cristaux affectant des formes diverses, cristaux rhombiques ou octaédriques très réguliers, cubes, parallélipipèdes généralement macles par deux, formes en bâtonnets ou en prismes quadrangulaires, lames hexagonales. Ces formes diverses que j'ai considérées tout d'abord comme des cristalloïdes, sont des cristaux vrais. Leur étude est rendue difficile par leur rareté relative (pl. VI, fig. 8).

Ces cristaux se rapprochent par leurs caractères cristallographiques de l'acide urique qui donne fréquemment naissance à des lames rhomboïdales ou hexagonales et à des parallélipipèdes. Il est probable qu'ils doivent lui être identifiés.

Ces cristaux peuvent être rapprochés de ceux qu'a décrits récemment HOLLANDE (1922) dans les cellules péricardiales des chrysalides de Zygènes et qu'il a considérés comme formés d'oxalate de chaux. Certaines des formes qu'il figure, en particulier celles en haltères ou en hache doivent être rapportées, selon moi, aux aspects bizarres revêtus par l'acide urique et connus sous le nom de *Dums-bell's*.

Si l'on admet, à la façon de M. MARCEL PRENANT (1922), la nature nucléoprotéidique des grains oxyphiles, on comprend qu'il y ait une relation étroite entre les granulations oxyphiles et ces cristaux qui dériveraient de leur désintégration. On constate en effet leur présence lorsque les sphérules oxyphiles sont en voie de disparition. Il y a donc une parenté entre les cristaux et les sphérules oxyphiles.

Hors des Néréidiens, les cristaux sont remplacés le plus souvent par les grains verts aperçus pour la première fois dans les éléocytes des Sédentaires par CLAPARÈDE chez la *Terebella flexuosa* (*Lanice conchilega*) où nous avons vu en effet qu'ils sont fort développés.

Je les ai observés dans toutes les formes d'éléocytes. Dans quelques espèces, leur teinte est brune ou orangée, mais les essais microchimiques que j'ai faits m'ont montré qu'il s'agit de corps puriques recouverts par un pigment du groupe de l'urochrome et de pigments uriques comparables à ceux que SIRODOR (1858) avait observés autour des concrétions d'urate de chaux chez le Dytique.

Ces grains verts, par toutes leurs réactions, sont absolument semblables à ceux des chloragocytes, du corps cardiaque, des hématies et de bien d'autres cellules de l'organisme des Annélides.

Ils représentent des corps puriques qui ne sont point éliminés, restant dans la cellule sous forme de concrétions qui peuvent

être assez volumineuses et assez nombreuses pour réduire l'éléocyte à une enveloppe bourrée de concrétions.

Le noyau des éléocytes, en général sphérique, est presque toujours repoussé à la périphérie par l'abondance des sphérules graisseuses. Je ne l'ai jamais vu présenter la structure si caractéristique du noyau des plasmocytes contrairement à ce que dit M. KOLLMANN.

Chez l'*Amphitrite Edwardsii* j'ai rencontré des éléocytes binucléés et dans quelques espèces comme la *Lanice conchilega* le noyau présente des phénomènes d'amitose pouvant aboutir à des formes en grappe.

J'ai observé dans le noyau des éléocytes des figures de dégénérescence pycnotique à rapprocher de faits comparables signalés par M. MERCIER dans les cellules adipeuses des Insectes.

Si on cherche en effet à rapprocher les éléocytes d'éléments analogues, on ne peut s'empêcher de songer aux cellules du corps graisseux des Insectes. Ces cellules quoique agglomérées en tissu doivent être considérées comme très voisines des éléments du sang. Elles le sont en effet car elles ont même origine, et GRABER (1873) a donné avec raison le nom de tissu *hémostéatique* chez les Insectes à l'ensemble formé par les leucocytes, les cellules péricardiales et les cellules adipeuses.

Or dans les cellules adipeuses, bien connues depuis les recherches de BERLESE, (1899-1901), HENNEGUY (1904) et CH. PEREZ (1910 et 1920) pour ne citer que les principales, on trouve à côté de gouttelettes graisseuses des sphérules oxyphiles. CH. PEREZ (1910) considère avec raison ces cellules comme des organes de réserve capables d'accumuler tout ce qui n'est pas immédiatement utilisé à la nutrition. Le rapprochement de ces cellules avec les éléocytes peut être poussé très loin, car elles contiennent aussi des cristaux de nature purique. La chose a été montrée il y a déjà longtemps par J. H. FABRE (1856) qui

a fait l'étude histochimique du corps gras des larves de *Sphex* et y a trouvé des urates. P. MARCHAL (1889) a provoqué à l'intérieur des sphérules oxyphiles par l'acide acétique l'apparition de cristaux d'acide urique et CH. PEREZ considère les pseudonucléi de BERLESE (1900) comme formé d'urates.

PEREZ a admis un rôle excréteur pour le corps gras des Insectes qu'il considère comme un rein d'accumulation, mais il me semble plus naturel d'admettre que les corps puriques sont d'origine endogène.

Les éléocytes des Polychètes doivent être rapprochées des cellules ainsi dénommées par ROSA (1896) et qu'il a découvertes chez les Oligochètes. ROSA en a fait une étude très détaillée et montré que ce sont des cellules volumineuses chargées de sphérules graisseuses; on ne les trouve que chez quelques espèces du genre *Allolobophora* dont la lymphe a une teinte jaunâtre comme *A. fætida* et *chlorotica*. On les trouve en grand nombre dans l'humeur dense à odeur spéciale qu'expulsent ces animaux lorsqu'ils sont inquiétés.

Récemment, KEILIN (1920) a donné une figure des éléocytes de *Allolobophora fætida* qui confirme les observations de ROSA. Il pense que l'accumulation de la graisse peut n'être que saisonnière et en relation avec la période d'activité sexuelle. On n'a pas signalé de granulations oxyphiles dans les éléocytes des Oligochètes. Malgré cela, ces cellules, qui sont de gros leucocytes chargés de réserves, méritent d'être rapprochées des éléments analogues de la lymphe de certains Polychètes.

Il faut en rapprocher aussi les cellules à granulations oxyphiles jouant le rôle de cellules vitellines que j'ai observées dans le genre *Lumbriconereis*. Il est probable d'ailleurs que le groupe des Polychètes à éléocytes mérite d'être élargi et que beaucoup d'espèces peuvent voir aux approches de la maturité sexuelle leurs leucocytes se charger de réserves.

De tout ce qui précède il résulte que les éléocytes doivent être considérés comme des granulocytes spéciaux. Ce sont des granulocytes transformés (granulocytes vacuolaires) par l'apparition de sphérules graisseuses, des leucocytes chargés d'enclaves et qui sont peut-être capables, comme l'ont observé MM. CAULLERY et MESNIL chez la *Dodecaceria*, de redevenir des leucocytes ordinaires, leur rôle nutritif terminé.

Il est inutile d'insister sur le rôle nutritif de ces cellules ; il est évident et démontré par leur cycle que nous avons exposé dans les pages précédentes. On constate en effet leur raréfaction, comme M. HERPIN (1921) et moi, l'avons constaté chez les formes hétéronéréidiennes et chaque fois que les produits sexuels sont mûrs.

Une propriété curieuse de ces cellules est leur haut pouvoir phagocytaire qui subsiste alors même qu'elles sont chargées de réserves. Cette propriété est poussée au plus haut degré chez les Néréidiens mais se rencontre dans d'autres familles. J'ai décrit dans ces cellules des débris de nature diverse, entre autres les *corps en fuseaux* qui doivent être considérés comme des sarco-lytes (pl. II, fig. 5, 6, 9). J'ai constaté cette phagocytose dans d'autres types, par exemple, chez *Amphitrite Edwardsii* parmi les Térébelliens, mais j'ai observé à ce point de vue des faits plus curieux encore, c'est la phagocytose des granulocytes par ces cellules, par exemple chez les Néréidiens. Chez la *Lanice conchilega* les éléocytes se montrent capables d'englober leurs congénères et on en voit qui en sont complètement bourrés. Le pouvoir phagocytaire des éléocytes avait d'ailleurs déjà été noté par MM. CAULLERY et MESNIL chez la *Dodecaceria* (pl. I, fig. 39, 40, 45, 47).

M. CUÉNOT (1897) admet chez les Oligochètes que les éléocytes représentent des leucocytes transformés. Chez les Polychètes le fait est prouvé d'abord par le haut pouvoir phagocytaire que

possèdent ces cellules jusqu'à un stade avancé de leur développement et surtout par l'étude de leur développement.

Les éléocytes semblent se former par l'apparition de sphérules graisseuses dans les granulocytes qui subissent presque tous cette transformation. C'est ce qui avait fait penser à certains auteurs que les granulocytes n'existaient pas chez les espèces à éléocytes. Nous avons vu qu'il n'en était rien (pl. I, fig. 33, 36, 38 et 21).

Mais il est probable que les leucocytes peuvent subir leur transformation alors qu'ils font encore partie de l'épithélium coelomique qui recouvre directement les vaisseaux. C'est le cas chez les Néréidiens où j'ai vu ces cellules grossir et se charger de graisse alors qu'elles étaient encore adhérentes à la paroi des vaisseaux néphridiens et autres petits vaisseaux transversaux, puisant visiblement dans le sang vasculaire les matériaux nutritifs. J'ai vu des faits assez analogues chez l'*Amphitrite rubra*. Il semble en être de même chez la *Dodecaceria concharum* (pl. II, fig. 15 ; pl. VI, fig. 11).

Les éléocytes représentent donc des leucocytes spéciaux, à rapprocher des cellules adipeuses des Insectes, capables de se charger de réserves graisseuses et de réserves albuminoïdes sous la forme de granulations oxyphiles. Leur étude vient renforcer l'idée que la granulation oxyphile chez les Invertébrés ne peut être considérée comme autre chose que comme une réserve.

C. Les hématies.

1^o FORME GÉNÉRALE ET STRUCTURE.

Avant d'aborder les notions générales et synthétiques relatives à l'hématie des Polychètes, il me paraît nécessaire de

définir le terme d'*hématie* pour éviter toute confusion et d'indiquer dans quel sens il a été employé au cours de ce travail. A notre avis, ce sens doit être restreint. Il ne peut naître que de l'obscurité si on l'emploie, comme l'ont fait quelques auteurs, pour désigner les cellules du sang circulant dont nous avons vu ci-dessus la nature et pour lesquelles nous avons employé le nom bien préférable et au sens plus large d'*hémocytes*. Nous emploierons *hématie* dans un sens physiologique comme synonyme de *pneumocyte*, dénomination proposée autrefois par RAY-LANKESTER et qui n'a point été adoptée. L'hématie est une cellule différenciée dans un but respiratoire. Elle est caractérisée par sa charge en pigment, ce pigment pouvant être suivant les groupes du règne animal : l'hémoglobine ou l'hémérythrine (1). Il n'y a pas lieu, au moins chez les Polychètes, d'admettre l'existence d'hématies incolores, l'existence d'un albuminoïde respiratoire incolore restant encore à prouver. GAUTRELET (1903) en effet a montré que les *achroglobines* de GRIFFITHS (1892) devaient être considérées comme des hémocyanines peu colorées.

L'hématie a de plus, en dehors de sa fonction, des caractères morphologiques très particuliers qui permettent de la caractériser de façon complète. Ce sont ces différents caractères que nous allons tenter de dégager au cours de ce chapitre.

Et les caractères morphologiques et physiologiques sont si étroitement liés dans l'hématie qu'ils ne peuvent être séparés que de façon artificielle. Nous pourrions ainsi donner une définition de l'hématie qui aura une valeur générale.

L'existence de globules rouges chez les Polychètes a été constatée pour la première fois par WAGNER en 1833 chez une

(1) L'hémocyanine pourrait être contenue aussi dans des globules particuliers chez le Palémon et le Scyllare d'après MORAT et DOYON (1904).

Térébelle qui est presque sûrement la *Terebella lapidaria*. Je ne reviendrai pas sur l'historique des découvertes successives d'hématies chez les Polychètes, cet historique a été fait au chapitre premier et au chapitre V de la Première partie de ce travail.

Je dirai seulement que les hématies ont été décrites au cours de ces deux chapitres, dans tous les groupes sinon dans toutes les espèces où elles sont actuellement connues. On a pu se rendre compte ainsi que la présence de globules rouges est un fait rare et isolé parmi les Chétopodes. On n'en rencontre que dans quelques familles comme les Capitelliens et les Glycériens ; parfois même ils caractérisent seulement quelques genres et, fait frappant, des espèces isolées dans un même genre, comme c'est le cas chez les Polycirriens.

A ce point de vue, les Polychètes offrent un exemple analogue à celui des Lamellibranches parmi lesquels beaucoup d'espèces ont un sang où l'hémocyanine est en dissolution dans le plasma, alors que chez plusieurs d'entre eux, comme l'*Arca tetragona* et le *Solen legumen*, on trouve au contraire des hématies chargées d'hémoglobine.

Nous n'envisagerons dans ce chapitre que les faits les plus généraux se dégageant de l'étude spéciale de chaque type que nous avons faite au cours de la Première Partie, à laquelle nous renvoyons pour plus de détails.

Un des caractères importants par lequel les hématies se distinguent des autres cellules du sang est celui de la forme. Contrairement aux observations de quelques-uns de mes prédécesseurs, j'ai établi que les globules rouges des Polychètes ont une forme aussi constante et aussi définie que ceux des Vertébrés. Cette forme est conditionnée à la fois par leur structure et par leur réaction vis-à-vis du milieu ambiant.

Les globules rouges des Polychètes ne présentent jamais

de pseudopodes. Il m'a été impossible en effet de trouver ces prétendues formes de transition signalées par GOODRICH (1897), ces hématies peu colorées, capables de mouvements amiboïdes et même de phagocytose. Chez *Glycera siphonostoma*, cet auteur a décrit de minces expansions cytoplasmiques sur quelques cellules et sur d'autres des pseudopodes en forme de petites bosses soutenues par des nervures, alors que les leucocytes seraient rares ou absents. GOODRICH aurait même assisté à l'ingestion de particules de carmin. Il aurait vu les mêmes phénomènes à un moindre degré chez *Glycera unicornis*.

Les conditions matérielles ne m'ont pas permis de reprendre sur les mêmes espèces les observations de GOODRICH qui sont si étranges qu'elles méritent vérification, mais j'ai vu chez d'autres espèces *Glycera tessellata* GRUBE, *Gl. capitata*, ØERSTED, *Gl. convoluta* KEF, des déformations des hématies provoquées par l'hypertonie du milieu, due par exemple à une légère dessiccation, qui ressemblent d'une façon telle à la figure 22 planche 33 de GOODRICH, que je ne puis m'empêcher de penser que les pseudopodes larges qu'il décrit si minutieusement ne sont autres que les saillies de la membrane cellulaire déprimée en certains points. Le repliement de cette membrane donne absolument l'apparence d'une nervure. On constate les mêmes faits en utilisant des solutions hypertoniques de sel marin.

Quant à la phagocytose que GOODRICH dit avoir observée, je pense qu'elle peut s'expliquer par la présence de grains de carmin ou d'encre de chine dans les dépressions de la membrane cellulaire. Injectant une suspension de carmin à plusieurs échantillons de *Glycera tessellata*, je n'ai rien observé de semblable. Jusqu'à plus ample informé, nous devons admettre que l'hématie n'est capable ni de mouvements amiboïdes ni de phagocytose. Elle s'en trouve empêchée par la présence d'une membrane cellulaire dont je puis affirmer l'existence.

Rien n'est plus facile en effet que de montrer la présence d'une membrane autour des hématies. Il suffit de regarder une coupe de Glycérien, de Capitellien ou de *Travisia* pour être convaincu de son existence. J'ai reconnu la présence très nette d'une membrane dans toutes les espèces pourvues d'hématies que j'ai eu l'occasion d'étudier. C'est pourquoi je ne puis m'empêcher de m'étonner qu'Eisig ait nié la membrane dans l'hématie des Capitelliens. Mais son affirmation est contredite par ses propres figures.

Cette membrane d'enveloppe devient visible par l'action de réactifs divers sur les hématies : solutions salines concentrées, eau de mer acidifiée par l'acide acétique, solution de vert de méthyle. Mais là où on ne peut plus douter de sa présence, c'est sur les coupes ; on se rend compte alors que la membrane n'est pas une simple apparence de figure myélinique à double contour, mais qu'elle existe bien réellement (pl. III, fig. 28 à 30 et 32, 33).

Sur le vivant, elle ne peut être aperçue tant que la cellule est dans son milieu vital. Tout au plus peut-on soupçonner sa présence en constatant la fluidité du contenu de l'hématie. Une pression sur la lamelle suffit en effet pour déplacer les granules intérieurs et même le noyau. La chose est particulièrement visible dans l'hématie de la *Terebella lapidaria* qui est bourrée de sphérules dont j'ai montré la nature grasseuse, sphérules se déplaçant dans un milieu fluide riche en hémoglobine. Cette fluidité est prouvée aussi par l'observation du phénomène de l'hémolyse. On voit alors la cellule prendre peu à peu une forme sphérique et la pénétration de l'eau à son intérieur est accompagnée de vifs mouvements des sphérules grasseuses qui finissent par se tasser à l'un des pôles par suite de la pression intérieure. De telles constatations sont incompatibles avec une structure spongieuse du globule, de même que la cristalli-

sation de l'hémoglobine à l'intérieur, de l'hématie observée par EISIG (1887) chez un Capitellien. La fluidité du contenu des hématies est d'observation plus facile encore chez les Sipunculien où elle a été signalée par CUÉNOT. Il suffit d'examiner sur le vivant les hématies battues par les cils des urnes pour constater une déformation passagère de la membrane. En colorant par le bleu de méthylène, j'ai même pu chez le *Sipunculus nudus* constater le déplacement du noyau à l'intérieur de l'hématie.

Etudiant les réactions colorantes de la membrane globulaire, je l'ai toujours vue présenter une réaction acidophile. Très réfringente avant toute coloration, elle se montre fortement éosinophile, se colorant en rouge brillant par l'éosine. Elle se teint électivement aussi par l'orange G dans les mélanges comme le triacide, l'éosine-orange, etc.

De plus, elle se montre nettement sidérophile par la méthode de PRENANT. Elle semble par ses diverses réactions colorantes se rapprocher de l'hémoglobine. Il n'est d'ailleurs pas impossible qu'elle en soit chargée. Ce qui me le fait supposer, c'est ce que j'ai observé en pratiquant de façon ménagée la réaction de la benzidine. J'ai vu la membrane globulaire se colorer tout d'abord et rester un instant seule colorée.

S'il en était ainsi chez les Mammifères, cela permettrait peut-être de comprendre pourquoi la membrane de l'hématie altérée donne la réaction du bleu de Prusse dans les *figures hémoglobiniques membraneuses et sphérulaires de laquage* décrites par le professeur A. PRENANT (1921) dans la rate du cheval, quoiqu'il s'agisse ici de phénomènes curieux, d'interprétation très délicate, et qui résultent d'une profonde altération des globules rouges.

La membrane, dans les hématies des Annélides, est homogène et continue. Elle ne présente pas de pores comme ceux

dont SCHERER, MEVES (1911) et d'autres admettent l'existence chez les Mammifères. Son épaisseur chez *Glycera tessellata* est voisine de 0 μ , 5. Les méthodes usuelles ne permettent pas d'y déceler de structure.

Cette membrane cellulaire est caractérisée par son élasticité. Dans toutes les hématies des Polychètes que j'ai observées, j'ai constaté la malléabilité du corps cellulaire capable de s'insinuer dans des passages fort étroits. Le contenu étant liquide, et les liquides étant incompressibles, la malléabilité ne peut s'expliquer que par l'élasticité de la membrane.

Le passage étroit franchi, l'hématie reprend toujours sa forme originelle, forme qui est, comme nous l'avons vu, celle d'un disque parfaitement circulaire.

La constatation indiscutable d'une membrane cellulaire dans les hématies des Annélides me semble offrir quelque intérêt au point de vue de l'histologie comparée pour l'interprétation de la structure des hématies des Vertébrés dont elles se rapprochent à tant d'égards.

Chez les Vertébrés inférieurs, comme chez les Mammifères, on a beaucoup discuté sur l'existence d'une membrane. La question, bien exposée par WEIDENREICH (1903 et 1904), n'est du reste pas nouvelle puisqu'elle a été posée par HEWSEN dès 1773. SCHWANN (1839) a considéré le globule rouge comme une vésicule avec membrane et contenu fluide formé surtout d'hémoglobine. Après lui, certains auteurs, pour faire entrer l'hématie dans le type schématique et conventionnel de la cellule animale, nièrent l'existence de la membrane et essayèrent d'expliquer les phénomènes d'hémolyse sans l'intervention d'une enveloppe semi-perméable.

Ainsi prirent naissance la théorie de l'*oïkoïde* et du *zooïde* de BRUCKE (1867) et celle du stroma de ROLLETT (1871) qui ont le tort d'être basées plutôt sur des conceptions théoriques

que sur des faits d'observation. Elles représentent l'hématie comme une sorte d'éponge, l'*oikoïde* ou le *stroma*, retenant dans ses mailles une substance plus fluide contenant l'hémoglobine. Cependant, beaucoup d'auteurs admettent avec raison l'existence d'une membrane ou tout au moins d'une couche corticale différenciée, d'une *crusta*, distincte peut-être par la nature chimique et certainement par sa densité. CESARIS-DEMEL (1901) a réussi à la colorer.

Aussi, nombre d'auteurs sont-ils revenus, avec WEIDENREICH, à une conception plus voisine de celle de SCHWANN, admettant que le contenu de l'hématie auquel il donne le nom d'*endosome* est à l'état liquide. Le terme d'*endosome* avait déjà été employé par ROLLETT dans une acception un peu différente.

L'endosome est pour WEIDENREICH une masse homogène et fluide sans structure protoplasmique. Ni l'ultramicroscope, ni les procédés les plus délicats de la technique n'ont permis d'y déceler une charpente comparable au plasma de ROLLETT. WEIDENREICH considère en effet que les divers réseaux décrits, comme par exemple la *substance* dite *granulo-filamenteuse* de CESARIS-DEMEL. FERRATA, PAPPENHEIM ne représente pas une structure mais la précipitation de certaines substances contenues dans l'endosome et dans la membrane.

Si j'insiste ici quelque peu sur la conception de WEIDENREICH, c'est qu'elle se trouve vérifiée en grande partie par mes observations sur les hématies des Polychètes, plus faciles à étudier que celles des Mammifères, à cause de leur volume plus considérable. Il existe indubitablement chez les Polychètes une membrane ou *crusta* relativement épaisse et un endosome fluide.

Mais n'existe-t-il pas à l'intérieur de l'hématie une structure, des tractus protoplasmiques unissant le noyau à la *crusta*? Les figures que j'ai observées par les colorants vitaux, par exemple

dans les hématies du *Notomatus latericeus* (pl. I, fig. 9) pourraient le faire penser, d'autant plus qu'elles coïncident avec les structures qu'on observe sur coupes, où on ne peut nier l'existence de fins prolongements protoplasmiques unissant les deux faces de la crusta entre elles et celle-ci au noyau (pl. III, fig. 28 à 33).

Mais on peut toujours objecter qu'il s'agit là d'artifices dus à la fixation ou à l'action des colorants vitaux.

A la conception de WEIDENREICH s'oppose la manière de voir des auteurs qui pensent que la forme discoïde du globule est liée à la nature en grande partie lipoidique du discoplasme. Cette manière de voir ne me paraît pas applicable aux Polychètes où les inclusions graisseuses de forme définie que j'ai décrites dans l'hématie ne peuvent être considérées, comme jouant un rôle dans l'apparence discoïde du globule et ne pourraient exister si l'hématie ne possédait une membrane d'enveloppe.

Elle ne me paraît pas d'ailleurs plus vraisemblable en ce qui concerne les Mammifères, où l'on sait depuis A. MAYER et G. SCHAEFFER que la quantité de lipoides contenus dans l'hématie est très faible et ne dépasse guère 1 p. 100 (1,08 en acide gras et 0,09 en P²O⁵ lipoidique) (1). Il reste toutefois à expliquer la forme discoïde ou sphérique avec apparence de membrane présentée par les débris de globules rouges, aussi bien chez les Mammifères que chez les Capitelliens.

Peut-être pourrait-on admettre que la membrane de l'hématie possède sur le frais un certain état de viscosité et la comparer, et cette comparaison me semble suggestive, à la membrane nucléaire. Deux hématies seraient capables de se fusionner dans certaines conditions comme deux noyaux et pourraient recouvrir d'une membrane leurs fragments tout comme le font

(1) Cité d'après LAMBLING.

des fragments de noyaux. Personne ne doute de la fluidité du suc nucléaire et ne nie l'existence de la membrane qui l'enveloppe.

A mon sens, la membrane de l'hématie doit être considérée comme une crusta formée d'un mélange de protéiques avec des traces d'acides gras et de lipoides et peut-être aussi une certaine quantité d'hémoglobine dont elle a les réactions colorantes. Cette crusta constituerait le protoplasma de l'hématie, l'endosome hémoglobique représentant un produit de sécrétion, une sorte de deutoplasme. La membrane ne serait que l'aspect pris par le protoplasme distendu par la sécrétion hémoglobique.

L'hématie est donc une cellule à structure très spéciale, parce que profondément adaptée à son rôle de vecteur de l'oxygène, mais malgré cette adaptation parfaite, elle garde le caractère cellulaire même chez les Mammifères comme le prouve par exemple l'existence en elle des ferments peptolytiques qu'on trouve dans beaucoup d'autres cellules.

Mais il ne suffit pas de noter l'existence d'une membrane et de tenter de comprendre sa nature, il faut expliquer la forme discoïde de l'hématie, si favorable à l'hématose.

Chez les Polychètes, les hématies observées sur le frais dans de bonnes conditions sont le plus souvent des disques parfaitement arrondis lorsqu'on les observe posées à plat. La forme ovale fréquente chez les Vertébrés inférieurs et correspondant sans doute à un régime circulatoire particulier est ici beaucoup plus rare. Lorsque l'hématie des Polychètes a un aspect ovoïde, c'est le plus souvent qu'elle est vue en position oblique.

A propos de chaque espèce nous avons décrit ce qu'il faut considérer comme la forme normale. Nous avons vu des lentilles biconvexes épaisses chez la *Terebella lapidaria*, des

disques lamelleux très minces chez les *Capitelliens* et la *Travisia Forbesii*, des lentilles biconvexes ou des ménisques concaves-convexes chez les *Glycériens* (pl. I, fig. 1 et 2 ; pl. III, fig. 1, 2, 3, 5, 6, 10, 14, 15, 16).

L'hématie tend donc à réaliser sous un même volume la plus grande surface possible, ce qui représente un dispositif éminemment favorable au rôle physiologique que cette cellule doit remplir. A ce point de vue, les hématies lamelleuses des *Capitelliens* représentent la forme la plus parfaite et on ne peut s'empêcher de les rapprocher du type d'hématie décrit par J. JOLLY (1920) chez les Tylopodes. Les hématies des *Capitelliens* sont si minces qu'elles sont capables, comme nous l'avons vu, de se plier en deux ou sur leurs bords.

L'hématie du *Notomastus*, si elle diffère de celle du *Lama* par sa forme circulaire et la présence d'un noyau, s'en rapproche par sa minceur, par sa tendance à l'enroulement et à la flexion et, comme nous le verrons bientôt, par son comportement dans le phénomène de l'hémolyse (pl. III, fig. 8 et 9).

Il est entendu que cette forme discoïde de l'hématie est très instable et se modifie chez les Polychètes sous les influences les plus diverses. Les fixateurs, même ceux qui sont considérés comme les plus fidèles donnent aux hématies la forme en cupule ou la forme sphéroïdale. Il est probable que la forme en cloche considérée par WEIDENREICH (1903-04) comme la forme normale chez les Mammifères, est une altération subite très comparable due à l'influence des fixateurs.

Puisque l'endosome est fluide, ce dont il est facile de se rendre compte, l'invariabilité de la forme doit être sous la dépendance de la membrane cellulaire ou plus exactement, comme je l'ai observé le premier chez les Invertébrés, sous la dépendance d'un appareil squelettique très délicat qui forme une sorte de cerceau élastique maintenant la forme de lentille

à bords tranchants que présentent souvent, comme je l'ai signalé, les hématies des Polychètes.

On sait que les globules rouges nucléés elliptiques des Vertébrés montrent par l'emploi de techniques spéciales une espèce de cadre situé à la périphérie de la cellule dans l'épaisseur du bord. Les auteurs allemands ont donné à cet appareil spécial le nom de *Randreifen*. MM. COMANDON et JOLLY (1917) ont employé le terme de *strie bordante* pour le désigner en français.

L'observation semble en avoir été faite en premier lieu par RANVIER (1875) qui a noté un épaissement de la membrane au pourtour de l'hématie. Le fait a été revu par SCHMIDT (1878) chez *Amphiuma* et par AUERBACH (1891) chez les Batraciens. DEHLER (1895) décrit chez l'embryon de poulet un cerceau bien individualisé qu'il compare à l'œillet de platine de la perle au borax. Il note qu'il est colorable par l'hématoxyline au fer mais difficilement visible par un autre réactif. HEIDENHAIN (1896) l'a retrouvé chez le Proteus, le professeur A. NICOLAS (1896) chez la Salamandre, le Triton et la Vipère.

Signalée aussi par LADROWSKI (1896) et par ARNOLD, la *strie bordante* ou *cerceau marginal* a été surtout étudiée par MEVES (1911) qui a trouvé le moyen de la rendre visible et même de l'isoler complètement sur les globules frais de la salamandre. Il y est arrivé par l'acide acétique étendu, certaines solutions colorantes mais surtout les solutions hypertoniques de sel marin. Il s'est servi d'une solution de sel de cuisine à 3 p. 100, mais n'a pas eu de résultat avec le NaCl pur.

J'ai recherché si une pareille formation existait dans les globules rouges, en général circulaires, des Annélides et j'ai pu la retrouver, comme je l'ai déjà signalé, dans les hématies des Glycériens, de la *Terebella lapidaria*, du *Notomastus latericeus* et de la *Travisia Forbesii*.

Comme chez les Batraciens, le cerceau marginal n'est pas directement visible sur le frais. Il le devient sur des hématies altérées par l'emploi de solutions hypertoniques ou ce qui revient au même par un certain degré de dessiccation de l'hémolymph.

J'ai pu le retrouver facilement sur les coupes après fixation par le liquide de HELLY ou de REGAUD. Il est surtout visible lorsqu'il se trouve retractoré à l'intérieur de l'hématie.

La strie bordante se présente chez les Annélides comme un filament relativement épais, en particulier chez les Glycériens, et décomposable en fibrilles d'une grande finesse, caractère déjà observé par MEVES (1911) chez les Batraciens et confirmé par BRYCE et par JOSEPH. Ce filament se colore en rose par l'éosine. Il est de plus fortement sidérophile même et surtout après une chromisation prolongée comme dans la méthode de Regaud. La même méthode le colore facilement chez les Batraciens. Sur l'hématie vue de face, il apparaît, lorsqu'il est retractoré, comme une sorte de ceinture entourant le noyau. De profil la strie bordante se montre généralement onduleuse, décrivant parfois un 8 de chiffre ou des anses de torsion. Ses relations avec la crusta sont difficiles à préciser, car elle ne devient visible que lorsqu'elle est détachée de cette dernière. Mais il est probable qu'elle joue, ici comme chez les Vertébrés, grâce à son élasticité, un rôle essentiel dans le maintien de la forme de l'hématie, forme toujours discoïde, donc différente de la forme d'équilibre qui devrait être la sphère.

Par tous ses caractères la strie bordante des hématies des Polychètes se rapproche absolument de celle des Batraciens. Comme nous l'avons vu au cours de la Première Partie, les cellules décrites par M. KOLLMANN (1908) sous le nom de cellules énigmatiques sont des hématies hémolysées dont le cerceau marginal retractoré est devenu visible à l'intérieur de la

cellule (pl. IV, fig. 7 à 9; pl. III, fig. 30, 32, 33; pl. II, fig. 31).

La présence de la Strie bordante n'avait été signalée jusqu'ici que chez les Vertébrés. Son existence chez les Invertébrés offre quelque intérêt, car elle tend à prouver la constance de structure de l'hématie et amène à penser que ce détail d'organisation est peut-être plus important et plus général qu'il n'a paru jusqu'ici. Il est possible que son existence dans les hématies soit générale.

Poussé par cette idée, j'ai recherché une telle formation dans les hématies de l'homme où j'ai pu la retrouver en employant une méthode comparable à celle qui a été utilisée par MEVES (1911) pour isoler cet appareil chez la Salamandre. J'ai pu la colorer par le Krystallviolet, par l'hématoxyline au fer et même par une méthode personnelle à l'or que j'ai indiquée dans une note (1922) (12). Je suis même arrivé à isoler ce filament annulaire de façon complète par destruction du discoplasme. Utilisant la méthode à l'or, j'ai constaté qu'elle colore avec intensité les leucocytes granuleux (pl. II, fig. 34 et 35 et 40, 41).

Par divers procédés, en employant les solutions hypertoniques et aussi l'alcool à 70°, j'ai pu obtenir la vacuolisation et la perforation des hématies de l'homme avec des figures comparables à celle de MEVES et favorables à l'idée de l'existence d'une strie bordante au contact de laquelle se montrent accolés les restes du discoplasme hémoglobique.

J'ai recherché les relations qui peuvent exister entre les formations vues tout d'abord par SCHLEIP, par GABRIEL et par HEWES et bien figurés par CABOT (1903) dans le sang des anémiques et connues sous le nom de *Corps annulaires de Cabot*. Cet auteur s'est déclaré incapable d'interpréter sûrement les filaments annulaires qu'il a colorés. Il considère qu'il ne s'agit certainement pas de parasites et conclut qu'il s'agit probable-

ment de restes nucléaires, s'étonnant cependant de leur acidophilie prononcée. CESARIS-DEMEL (1921) a voulu interpréter ces anneaux comme la limite colorable séparant deux zones de densité différente dans l'hématie.

Ayant pu obtenir à volonté, même sur les hématies de l'homme sain, des filaments annulaires que je suis arrivé à isoler du discoplasme, je crois que les anneaux de CABOT peuvent leur être identifiés et doivent être considérés comme la strie bordante des hématies.

On sait que M. JOLLY (1920) avait déjà signalé la présence d'une strie bordante chez un Mammifère sur l'hématie très mince du Lama. Celle-ci ne peut être considérée comme un artifice de préparation puisqu'elle a été aperçue sur le vivant.

Il résulte de ces constatations que l'existence de la *strie bordante* semble être générale. Ce détail de structure serait constant et d'une grande importance, car c'est à son élasticité qu'est dû le maintien de la forme discoïde de l'hématie dont nous avons vu l'importance au point de vue de l'hématose. Si ce filament n'existait pas, la cellule dont l'endosome est fluide, obéissant à l'action de la tension superficielle, prendrait la forme d'une sphère.

Comme l'a montré KOLTZOFF (1903, 1906), il est fréquent lorsqu'une cellule s'écarte de la sphère, de constater la présence de fibres élastiques formant une sorte de squelette à la cellule. Il en est ainsi dans les spermatozoïdes des Crustacés Décapodes dont les hématies pourraient être rapprochées à ce point de vue. Pour MEVES (1911) la forme de l'hématie des Batraciens est déterminée par la présence de la *Randreifen* élastique et par l'action de la tension superficielle, le discoplasme étant pour lui fluide et nu.

Il semble en être de même chez les Annélides avec cette différence qu'ici le membrane n'est pas niable, étant relative-

ment épaisse et très bien visible sur les coupes. D'ailleurs, MEVES admet l'existence d'une couche corticale membraneuse qui serait traversée de pores dans l'hématie des Mammifères. Pour lui elle aurait une constitution assez ferme et déterminerait la forme biconcave des érythrocytes de Mammifères qu'il considère avec J. JOLLY (1902) et contrairement à WEIDENREICH comme la forme normale.

2^o ENDOSOME ET NOYAU.

Exception faite pour les hématies très particulières du sang vasculaire de la *Magelona papillicornis*, les hématies des Polychètes sont avant tout des hématies nucléées. La présence du noyau dans ces cellules semble d'ailleurs être tout à fait générale chez les Invertébrés.

De QUATREFAGES (1850) a fait erreur lorsqu'il a cru que les hématies du *Polycirrus hæmatodès* et du *Sipunculus nudus* étaient dépourvues de noyau. C'est aussi à tort que M. KOLLMANN (1908) écrit : « Seul *Thalassema* possède des hématies anucléées analogues à celles des Mammifères », car RAY-LANKESTER (1881) déclare seulement qu'on ne voit point de noyau sur le vivant dans les hématies de ce Géphyrien, mais qu'il suffit d'ajouter de l'acide acétique pour le faire apparaître. La *Magelona* est le seul Invertébré possédant, à ma connaissance, des hématies anucléées qui sont, on l'a vu, de très petite taille et chargées d'hémérythrine. Pour éviter des redites, je renvoie à leur sujet au chapitre V.

Invisible sur le vivant, le noyau des hématies est tantôt sphéroïdal, tantôt lenticulaire chez les formes où la cellule est un disque très mince (Capitelliens, *Travisia Forbesii*).

Chez la *Terebella lapidaria* le noyau est clair, peu chromatique, mais il en est tout autrement dans les hématies jeunes

dont la chromatine est fortement colorable. Il en est de même chez le *Polycirrus hæmatodes*. Chez les Capitelliens, le noyau, sans doute à cause de son aplatissement, paraît grand. La chromatine s'y présente en grains fins.

Par contre, chez les Glycériens la chromatine affecte l'apparence de grains rares et volumineux et souvent le noyau se montre condensé et fortement colorable, très différent des noyaux à grains fins des leucocytes. Il présente souvent un aspect compact, indice d'un certain degré de pycnose.

Ces faits sont à rapprocher de ceux qui ont été signalés par LADREYT (1905) et M. KOLLMANN (1908) dans les hématies des Géphyriens.

Le noyau des hématies surtout chez les Glycériens rappelle par sa structure le noyau à grains grossiers de chromatine des normoblastes et des hématies primordiales des Vertébrés supérieurs. Il s'en rapproche aussi par sa tendance à se diviser par amitose pour donner des bourgeons égaux ou inégaux, parfois multiples.

Ces figures d'amitose sont très fréquentes dans les hématies des Polychètes. Elles sont particulièrement abondantes chez les Glycériens, la *Terebella lapidaria*, la *Travisia Forbesii*. Peut-être y a-t-il lieu de rapprocher ces phénomènes de ceux qui se manifestent dans le passage du mégaloblaste au normoblaste chez les Vertébrés où la caryorrhesis affecte au début l'apparence d'une amitose. Peut-être faut-il chercher une relation entre ces faits et la sécrétion de l'hémoglobine, car j'ai des raisons, comme on le verra, de considérer ce pigment comme un dérivé de la chromatine.

Malgré des observations nombreuses, je ne puis affirmer si oui ou non les globules rouges peuvent se multiplier par division directe, quoique la chose paraisse probable. La constatation de deux noyaux-fils éloignés l'un de l'autre semble favo-

nable à cette manière de voir, mais je n'ai pas observé de façon sûre la division du cytoplasme. Or M. KOLLMANN (1908) admet que la division directe est le mode normal de multiplication des hématies chez les Géphyriens. KNOLL (1893) partage le même avis pour beaucoup d'Invertébrés. Quant à la figure de caryocinèse donnée par EISIG (1887) pour l'hématie d'un Capitellien, elle me paraît des plus douteuses. Je n'ai jamais vu de mitose avec certitude en dehors des leucocytes hyalins, chez les Polychètes que dans les *cellules de Kollmann* des Glycériens où j'ai observé la division en 8 du cerceau marginal lors de la télophase.

Je n'ai jamais trouvé de nucléoles dans le noyau des hématies. Il est frappant de constater que le noyau des globules rouges se montre toujours différent comme structure et colorabilité de celui des leucocytes qui semble plus normal et plus apte à se diviser par mitose.

Ceci dit sur le noyau, passons à la structure de l'endosome. Comme nous l'avons vu plus haut, l'endosome est fluide, il représente une solution d'hémoglobine et de sels de consistance visqueuse. Il est probable qu'il n'existe pas en dehors du noyau d'autre structure que des grains fins et irréguliers de coloration jaune et probablement de nature hémoglobique. Ces grains deviennent bien visibles au cours de l'hémolyse où j'ai pu les colorer par la benzidine.

Sur les coupes on observe une structure de l'hématie sur laquelle nous nous sommes déjà expliqués. Sur les frottis, les hématies brusquement surprises par le réactif fixateur ont un endosome plus dense, l'hémoglobine n'a pas eu le temps de diffuser. La coloration est intense et homogène par les colorants acides et on n'observe pas les grains irréguliers dont il vient d'être question.

Les hématies des Polychètes sont caractérisées par la pré-

sence d'inclusions de plusieurs sortes parmi lesquelles j'ai signalé le premier des *inclusions graisseuses* (pl. I, fig. 1, 2, 3, 6).

Les sphérules graisseuses sont particulièrement abondantes volumineuses et facilement visibles dans les globules rouges de la *Terebella lapidaria*, mais je les ai retrouvées dans toutes les espèces possédant des hématies cœlomiques, y compris les Glycériens où M. KOLLMANN (1908) qui a fait cependant une étude cytologique de l'hématie ne les a pas signalées. Je les ai colorées très nettement par l'acide osmique, le liquide de FLEMING, le Soudan III. Le plus souvent, elles ne se colorent vivement en noir par le tetroxyde d'osmium qu'après l'action secondaire de l'alcool.

La présence de sphérules graisseuses en si grand nombre chez la *Terebella lapidaria*, plus rares et plus fines dans les autres espèces comme les Glycériens, la *Travisia Forbesii*, est un fait inattendu. L'hématie des Mammifères est en effet, comme nous l'avons vu, relativement pauvre en corps gras et en lipoides. Chez la *Terebella lapidaria* au contraire certains globules arrivent à être véritablement bourrés de sphérules graisseuses, au point qu'on peut parler de dégénérescence graisseuse des hématies dans cette espèce. Ce fait est à rapprocher de la constatation faite par PIETTRE et VILA, à savoir que la saponification de l'hématine par les alcalis donne jusqu'à 35 p. 100 de substance grasse.

Il n'est pas impossible, par suite, que la graisse des hématies soit en relation étroite avec l'hémoglobine et résulte de sa désintégration.

En dehors des sphérules réfringentes de nature graisseuse, on trouve dans les hématies des Polychètes des grains brillants et incolores et plus souvent d'une coloration verte ou brun rouge. Observés tout d'abord par CLAPARÈDE (1888), puis signa-

lés par EISIG (1887) chez les Capitelliens, ces grains, comme je l'ai constaté, se rencontrent dans presque tous les types mais nulle part je ne les ai vus aussi développés que chez le *Notomastus* et chez la *Terebella lapidaria* où ils arrivent dans certains cas à bourrer complètement la cellule (pl. I, fig. 11).

J'ai pu obtenir sur ces grains la réaction de la murexide et celle de GORUP-BESANEZ, ce qui confirme leur nature excrétrice. Ils se colorent par les colorants vitaux et après fixation prennent les colorants basiques dans les mélanges neutres à base d'éosinate. J'ai constaté de plus que ces grains se colorent par le mélange benzidine-eau oxygénée ce qui indique qu'ils contiennent une peroxydase qui est peut-être une diastase désamidifiante.

EISIG (1887) à cause de la teinte naturelle des grains d'excrétion des hématies a supposé une relation entre ces grains et l'hémoglobine, mais malgré des essais répétés, je n'ai pu obtenir la réaction du bleu de Prusse. Il est probable que le pigment brun ou vert qui recouvre ces concrétions excrétrices n'est pas un sel de fer, mais un pigment uratique du groupe des urochromes probablement d'origine extrinsèque. Ce pigment, nous l'avons vu à propos de la *Terebella lapidaria*, est soluble dans l'acide acétique et rougit par l'Ammoniaque et par l'HCl à froid. Il a peut-être des affinités avec la chétoptérine.

Les grains d'excrétion sont formés en effet d'une écorce colorée et d'un centre clair et réfringent. Ces grains donnent la réaction des lipoides, car ils se colorent par la méthode de CIACCIO.

Par toutes ces réactions, les grains d'excrétion des hématies se rapprochent absolument de ceux des éléocytes et des cellules du corps cardiaque. Ils font partie de ces grains verts si fréquents dans l'organisme des Annélides et qui résultent de l'accumulation de substances qui devraient être normalement excrétées sous une forme soluble.

CUÉNOT (1901) avait admis que les granules qu'il avait aperçus dans les hématies étaient en rapport avec la formation de l'hémoglobine, « soit qu'ils se dissolvent pour former celle-ci, soit qu'ils agissent à la façon d'un ferment ». Cette hypothèse n'est pas vérifiée par mes résultats microchimiques.

La présence de grains d'excrétion dans les hématies est un fait assez surprenant, mais point spécial aux Polychètes. On le trouve dans les hématies d'autres groupes. ABBOTT (1913) signale un pigment brun qu'il considère comme de l'hématine dans les hématies d'un Géphyrien, *Thalassema*.

Par contre, la présence de graisse sous formes de sphérules est chose plus exceptionnelle. Le cas des hématies des larves de Batraciens me paraît tout différent malgré une grande ressemblance à première vue (comparer les figures 4 et 6, pl. I). En effet, la quantité des globules de graisse tend à augmenter dans l'hématie au cours du développement chez les Polychètes, alors que chez les Batraciens c'est l'inverse. Or chez ces derniers la graisse provient du vitellus dont toutes les cellules du jeune têtard sont plus ou moins remplies pendant les premiers stades, alors que la graisse de l'hématie des Polychètes paraît d'origine autochtone.

3^e HÉMOLYSE ET ORIGINE DE L'HÉMOGLOBINE.

L'endosome contient en plus du noyau et des sphérules graisseuses et excrétrices une masse de consistance fluide qui renferme l'hémoglobine et les sels. Dans toutes les espèces que j'ai étudiées, j'ai pu vérifier la présence de l'hémoglobine par la réaction de TEICHMANN qui m'a donné un résultat positif dans tous les cas. La *Travisia Forbesii* m'a fourni des cristaux d'hémine particulièrement beaux.

En dehors du cas de la *Magelona* dont les hématies anucléées

sont chargées d'hémérythrine, l'hémoglobine est le seul pigment respiratoire chargeant des hématies.

Il était naturel d'étudier les phénomènes d'hémolyse. Je les ai observés dans les espèces à hématies que j'avais à ma disposition. En règle générale, on voit en ajoutant un peu d'eau distillée à la lymphe, l'hématie perdre peu à peu sa forme discoïde en se décolorant pour prendre finalement l'aspect d'une sphère dont le noyau tout d'abord invisible devient bientôt très net. J'ai pu me rendre compte que l'hématie se gonfle par pénétration d'eau, cette pénétration déterminant des courants de diffusion, origine du mouvement des grains contenus dans la cellule que M. CUÉNOT (1891) a considérés comme des mouvements browniens. En somme, les phénomènes se passent de façon très analogue à ce qui a été décrit chez les Mammifères où les hématies deviennent sphériques par disparition de la dépression centrale, en se décolorant progressivement (pl. III, fig. 11, et 12).

Cette transformation est particulièrement frappante dans les hématies très minces des Capitelliens. Chez le *Notomatus Benedeni*, en ajoutant peu à peu de l'eau distillée à la lymphe, j'ai vu l'hématie lamelleuse s'épaissir, prendre la forme d'un ménisque concave-convexe, puis celle d'une sphère. A mesure qu'elle tend vers la forme sphérique, le diamètre décroît. La membrane est alors bien visible. L'hématie se décolorant peu à peu le noyau apparaît. Les granules intérieurs et même le noyau sont repoussés vers la périphérie de la cellule qui a pris l'aspect d'un globe de cristal. Son diamètre est moitié moindre que sous la forme de disque très mince.

Par sa forme lamelleuse, par sa tendance au reploiement l'hématie des Capitelliens peut être rapprochée de celle du *Lama* bien étudiée par M. J. JOLLY (1920). L'hémolyse, comme l'a montré cet auteur, détermine des formes sphériques. Elles

sont comparables à celles des Capitelliens. L'étude de ces phénomènes d'hémolyse et leur comparaison offre un certain intérêt, elle tend à prouver que les formes concaves-convexes et sphériques décrites par les auteurs autres que M. JOLLY chez les Caméliens sont des formes d'altération.

Je n'ai point recherché systématiquement la valeur de la résistance globulaire dans les hématies des Annélides. On sait que chez les Mammifères cette résistance diffère suivant les espèces et que l'ordre dans lequel elles peuvent être classées à ce point de vue change suivant l'agent hémolytique et serait peut-être dû à la teneur en lipoides. PASTEUR-VALLÉRY-RADOT et A. LHÉRITIER (1919) ont vu que les résistances minima les plus fortes correspondent aux globules les plus gros, les résistances minima les plus faibles aux globules les plus petits, mais ils ont eu des résultats moins précis avec les hématies nucléées.

Chez les Polychètes, j'ai observé que les hématies les plus petites étaient hémolysées les premières.

Si l'eau distillée est ajoutée brusquement et en abondance à la lymphe périsvécérale, on assiste à une véritable explosion de l'hématie dont les sphérules sont projetées dans toutes les directions. La chose est particulièrement nette chez la *Terebella lapidaria*.

Par les solutions hypertoniques, j'ai obtenu des formes épineuses déterminant l'apparition de faux pseudopodes. Il est probable que l'hématie cède alors à une partie de son eau pour se ratatiner et prendre un aspect bosselé absolument comparable à l'aspect crénelé ou mûriforme des hématies des Mammifères, aspect qui a certainement trompé KNOLL (1893) et GOODRICH (1898).

Les observations que j'ai faites sur l'hémolyse chez les Polychètes sont favorables à la *théorie membrano-osmotique* qui

considère le globule rouge comme une cellule de PFEFFER. Or il y a quelques faits paraissant contraires comme les expériences de HAMBURGER et de HEDIN, montrant que le volume du globule n'est pas toujours le même dans des solutions isosmotiques entre elles. Mais, comme l'a montré EGE (1920), ces faits s'expliquent à condition d'admettre la perméabilité de la membrane à l'égard des anions, une vitesse de pénétration faible mais variable suivant les anions et une imperméabilité à la plupart des cathions.

Quoi qu'il en soit, l'étude des phénomènes d'hémolyse par les solutions hypotoniques et hypertoniques montre des aspects absolument semblables chez les Polychètes et chez les Mammifères : état crénelé dans les solutions hypertoniques, formes sphéroïdales dans les solutions hypotoniques.

Ceci dit, nous pouvons nous poser la question de l'origine de l'hémoglobine dans les hématies.

L'apparition de l'hémoglobine dans les globules rouges des Vertébrés est un problème encore mal résolu. Chez les Invertébrés il n'a jamais été abordé. M. MARCEL PRENANT (1921) sur la moelle fémorale de l'oiseau et du lapin jeune a établi au moyen du mélange benzidine-eau oxygénée que le noyau jouait un rôle essentiel dans l'apparition de l'hémoglobine. Le chondriome décrit par MEVES (1911) et par SCHRIDDE (1912) jouerait aussi un rôle dans cette production.

Utilisant parallèlement les mêmes méthodes sur les hématies de quelques Polychètes, j'ai obtenu des résultats presque superposables qui viennent confirmer le bien-fondé des observations de M. MARCEL PRENANT ainsi que leur valeur générale.

J'ai expérimenté surtout sur les hématies des Glycériens et des Capitelliens. En colorant par le réactif benzidine-eau oxygénée, elles prennent une teinte d'un bleu foncé par suite

de leur forte charge en hémoglobine qui se comporte, on le sait, comme une peroxydase.

Opérant de façon ménagée, j'ai vu tout d'abord la membrane de l'hématie, puis les granules intérieurs et enfin la totalité de la cellule se colorer.

Sur des globules rouges de *Notomastus Benedeni* et de *Glycera tessellata* déjà partiellement hémolysés, j'ai observé que le cytoplasme demeurerait clair, alors que le noyau se teignait fortement par le réactif. Contrairement à ceux des hématies, les noyaux des autres cellules, en particulier des leucocytes restaient parfaitement incolores. J'ai vu des faits absolument semblables sur les hématies de la grenouille où après hémolyse légère, j'ai obtenu une coloration intense du noyau alors que les noyaux des leucocytes et des autres cellules restaient incolores.

La réaction positive très nette que donnent les noyaux des hématies avec la benzidine permet de supposer l'existence de l'hémoglobine dans ces noyaux, supposition confirmée par l'épreuve du chauffage à 100° qui n'empêche pas la coloration (il ne s'agit donc pas d'une peroxydase vraie), confirmée aussi par la teinte jaune que présente le noyau au début de l'hémolyse, et, sur des préparations fixées et non colorées, par la coloration verte que leur donne le bleu de méthylène qui colore en bleu franc tous les autres noyaux cellulaires.

Je vois encore une preuve de l'existence d'une hémoglobine nucléaire dans le fait que le noyau reste invisible dans les hématies des Annélides examinées sur le frais. Or ces hématies, presque toujours très minces, sont souvent réduites vers le centre à la seule épaisseur du noyau qui apparaîtrait en clair s'il n'était point coloré par le pigment respiratoire.

Pour toutes ces raisons, je pense que le noyau des hématies chez les Invertébrés contient de l'hémoglobine, que l'hémo-

globine des hématies serait d'origine nucléaire et ne dériverait pas du chondriome comme le pense SCHRIDDE (1912), peut-être sans preuve suffisante.

Je n'ai point trouvé de chondriome dans les hématies adultes et même point dans les hématies jeunes. La méthode de REGAUD colore seulement les grains d'excrétion et parfois quelques granules rares et fins qui semblent précéder ceux-ci directement. Je dois signaler que les grains d'excrétion se colorent par la benzidine.

Il résulte des constatations ci-dessus que l'hémoglobine des hématies est presque sûrement d'origine nucléaire, ce qui confirme les vues de MACALLUM qui a considéré ce pigment comme le résultat de la chromatolyse, et de BOHN qui l'a classé à côté des corps puriques dans le groupe des dérivés azotés de la chromatine.

Pour en finir avec les caractères physiologiques de l'hématie, il y a lieu d'envisager la viscosité de ces cellules. Chez les Polychètes, elle est faible en général, sauf peut-être chez le *Polycirrus hæmatodes* où j'ai observé l'agglutination en masse des hématies. On ne trouve rien qui ressemble au phénomène de l'empilement des globules connu chez les Mammifères. L'agglutination en masse peut cependant s'observer sur le vivant chez les Capitelliens et les Glycériens où on voit circuler dans le coelome des hématies par paquets, mais cette agglutination cesse sur lame.

4^o ONTOGÉNÈSE ET PHYLOGÉNÈSE DE L'HÉMATIE.

Nous avons suivi au cours de la Première Partie l'évolution de l'hématie chez plusieurs espèces, ce qui nous permettra d'être bref.

Née de la multiplication d'une cellule du revêtement coelo-

mique ou d'une cellule libre ayant les caractères d'un grand leucocyte hyalin, l'hématie est d'abord en tout semblable à un lymphocyte de la série blanche.

La cellule-souche, qu'elle soit libre ou qu'elle soit fixée, qu'elle se trouve dans un organe lymphogène véritable ou dans un simple épaissement de l'épithélium coelomique, a des caractères qui permettent de la rapprocher de l'hémocytoblaste de DANTSCHAKOFF (1918). Son cytoplasme est basophile, son noyau a une structure mal définie et surtout, caractère qui est bien visible sur les coupes faites par la méthode de REGAUD, montre un chondriome formé de grains grossiers, alors que les lymphocytes et beaucoup de leucocytes hyalins ne montrent pas de grains mitochondriaux.

La cellule de l'épithélium péritonéal elle-même avant de donner naissance à des hématies, de plate qu'elle était devient haute et prend des caractères d'hémohistoblaste. De la multiplication de cette cellule souche naissent de petits éléments ayant les caractères de lymphocytes. Leur cytoplasme d'abord basophile, devient de plus en plus acidophile, prenant très tôt une teinte d'un rose brillant par l'éosine. On voit se différencier une crusta périphérique qui donne à la cellule d'abord irrégulière et amiboïde, un contour très net. Cette crusta semble avoir une consistance plus visqueuse que l'endosome (pl. I, fig. 26 à 28; pl. III, fig. 4).

En somme, la jeune hématie passe par toutes les phases qui sont connues chez les Vertébrés : différenciation aux dépens d'une cellule ayant des caractères d'hémoblaste, polychromatophilie, enfin oxyphilie très prononcée. Elle montre alors les mêmes réactions colorantes que les hématies de Vertébrés par toutes les méthodes y compris le triacide d'EHRlich.

Le parallélisme dans l'évolution est d'ailleurs complet et très frappant, comme nous l'avons vu ci-dessus à propos du

noyau, en ce qui concerne l'évolution nucléaire. On sait que chez les Vertébrés, comme l'a montré WEIDENREICH (1904), la dégénérescence nucléaire, plus ou moins marquée, est un fait constant, or il paraît en être de même chez les Invertébrés comme l'ont montré LADREY (1905) chez le Siponcle, MARCEL PRENANT (1922) chez les Némertiens et moi-même chez les Polychètes où j'ai signalé plusieurs exemples de condensation de la chromatine ressemblant absolument à la pycnose. Le fait est particulièrement net chez les Glycériens.

Un autre fait à signaler dans l'évolution des hématies des Polychètes est leur durée limitée, ce qui est encore un caractère commun avec les globules rouges des Mammifères. J'ai observé en effet que les phénomènes de dégénérescence ne frappent pas seulement le noyau mais aussi le cytoplasme. On a par exemple chez la *Terebella lapidaria* où ces faits sont particulièrement nets, tantôt accumulation de graisse au point qu'on peut parler d'une véritable dégénérescence grasseuse de l'hématie (pl. I, fig. 10) tantôt accumulation de produits de déchets, de concrétions uratiques qui arrivent à remplir l'hématie et à lui donner cet aspect que nous avons décrit sous le nom de sac à grains verts (pl. I, fig. 11).

EISIG (1887) semble admettre un rôle excréteur des globules rouges des Capitelliens comparable à celui des cellules néphridiennes. Quoique ayant rencontré des grains d'excrétion dans presque toutes les hématies examinées chez les Polychètes, je crois qu'il faut admettre une origine endogène des corps puriques, que l'hématie accumule parce qu'elle est dans l'incapacité de les éliminer sous une forme soluble. Cette production de corps puriques est peut-être corrélative de la destruction de la chromatine qui donne naissance à l'hémoglobine.

Par la présence des sphérules grasseuses que j'ai observées le premier dans l'hématie des Polychètes et dont j'ai montré

la généralité, et leur coexistence avec des grains d'excrétion, par leur grande taille, par la présence d'une membrane, les hématies des Annélides Polychètes me semblent pouvoir être rapprochées des éléocytes. Je crois que ce rapprochement a une grande valeur phylogénétique.

Considérant les hématies de la *Terebella lapidaria* surtout, qui appartient à un groupe où normalement le coelome contient des éléocytes, il me semble qu'on a le droit de considérer les hématies comme des éléocytes transformés. Il suffirait d'admettre pour comprendre l'apparition des globules rouges chez les Térébelliens que la réserve albuminoïde représentée par les grains oxyphiles au lieu d'être une matière protéique quelconque ait été une globuline susceptible de donner naissance au pigment respiratoire.

Le rôle respiratoire des éléocytes, se développant par sélection sous forme d'hématies vraies, aurait suffi pour provoquer la disparition du système circulatoire, du sang rouge et des branchies caractérisant une tribu des Térébelliens, les Polycirriens et deux familles, les Glycériens et les Capitelliens.

Ce n'est évidemment là qu'une hypothèse, mais elle n'est point invraisemblable, car elle cadre avec ce fait que les hématies ne sont jamais surajoutées aux éléocytes dans les familles où on rencontre ces dernières cellules, mais semblent en tenir lieu, qu'elles sont de plus toujours coelomiques et qu'il est des cas où les éléocytes s'aplatissent en disques et ressemblent tellement à des hématies, comme c'est le cas de la *Pista cristata*, qu'on peut hésiter à se prononcer pour qualifier ces cellules (pl. II, fig. 29 et 30).

Je vais même plus loin : il n'est pas impossible en effet que les hématies puissent remplir le même rôle physiologique de nutrition des produits génitaux que les éléocytes. On a cette impression chez la *Terebella lapidaria*, où j'ai rencontré fréquem-

ment des hématies, en dégénérescence graisseuse ou uratique accumulées autour des ovocytes en voie d'accroissement. Il n'est pas impossible que la surcharge graisseuse des hématies soit utilisée dans l'édification du vitellus.

Quoi qu'il en soit de ce rôle, la parenté des hématies et des éléocytes me semble probable. Les hématies seraient donc à l'origine des éléocytes chargés non seulement de graisse mais d'hémoglobine, que dans l'hypothèse énoncée plus haut, j'ai considérée comme une sorte de deutoplasme (v. p. 273).

En somme, les sphérules graisseuses et les grains d'excrétion mis à part, par leur forme constante et régulière, par la présence d'une membrane renforcée par une strie bordante, par leur charge en hémoglobine, par leur endosome fluide, les globules rouges des Polychètes se rapprochent absolument de ceux des Vertébrés inférieurs et en particulier des globules nucléés discoïdes et arrondis de la Lamproie et de l'Ammocète. Ce rapprochement me paraît justifié par l'étude comparative entre les globules rouges des Annélides et ceux des Vertébrés que nous n'avons cessé de faire au cours de ce chapitre.

De notre étude se dégagent les caractères les plus généraux permettant de définir l'hématie : l'un est d'ordre physiologique, c'est la présence d'un albuminoïde respiratoire qui semble être toujours coloré et se présenter sous la forme d'un pigment. Je ne crois pas en effet qu'il faille admettre l'existence d'hématies incolores. L'autre est d'ordre morphologique, c'est la présence d'une membrane ou crusta qui permet de reconnaître sans hésitation les hématies sur les coupes.

CHAPITRE III

RAPPORTS MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES ENTRE LA LYMPHE ET LE SANG CIRCULANT. HYPOTHÈSE EXPLIQUANT LES VARIATIONS OBSERVÉES

Arrivé au terme de notre étude, il importe de jeter un coup d'œil d'ensemble sur la question des rapports morphologiques et physiologiques entre la lymphe et le sang circulant.

Ces rapports ont déjà été envisagés au cours de ce travail. Nous avons vu la composition cytologique et chimique de ces deux liquides. Le sang proprement dit, par la présence de ses pigments, nous est apparu comme ayant avant tout une fonction respiratoire, mais ses connexions étroites avec l'intestin, surtout évidentes chez les Sédentaires, la présence de globules graisseux dans son plasma démontrent qu'il joue un rôle nourricier aussi important que son rôle dans l'hématose.

La lymphe, par contre, nous a semblé chez la plupart des espèces avoir une importance plus modeste dans la nutrition. Si elle est l'homologue d'un plasma interstitiel, son rôle dans l'absorption paraît moindre que celui de la lymphe des Vertébrés. Elle est chargée surtout de porter aux néphridies les produits de la désassimilation solubles et sert de milieu au développement des gamètes. Elle mérite, comme nous l'avons vu, d'être rapprochée de la sérosité péritonéale et d'une lymphe qui serait séparée du système hématique.

Chez les espèces dépourvues d'appareil circulatoire (Glycériens. Capitelliens) on trouve des hématies baignant directe-

ment dans la lymphe. Ces hématies sont de type coelomique et pour des raisons qu'on verra plus loin, il me paraît fâcheux de donner le nom d'*hémolymph*, comme l'ont fait EISIG (1887) et MEYER (1888), au liquide qui les contient. Je le montrerai en cherchant à expliquer les conditions sanguines si variées qui se trouvent réalisées chez les Annélides.

L'explication de cette diversité représente un des problèmes les plus ardu de la biologie. Les auteurs qui s'y sont attaqués, ou bien ont dû renoncer à le résoudre en avouant sa difficulté, ou bien en ont été réduits comme LANG (1903) par exemple à conclure au « peu de valeur morphologique » de l'appareil circulatoire qui tantôt fait défaut, tantôt est présent chez des formes voisines. Cet auteur ajoute : « Chez ceux qui possèdent un appareil circulatoire, cet appareil subit des modifications tellement considérables, qu'il est impossible d'en faire une étude comparative générale. » Avant d'en arriver à affirmer le peu de valeur morphologique de l'appareil vasculaire, j'estime qu'il faut examiner toutes les interprétations possibles. C'est la raison pour laquelle, malgré la difficulté de la question, je me permettrai de risquer une explication qui possède forcément un caractère hypothétique, mais me paraît cadrer avec les notions acquises au cours de ce travail.

Je tiens auparavant à souligner deux faits : tout d'abord celui qu'a établi LAULANIE (1900), à savoir que l'activité respiratoire est moindre pour l'hémoglobine en dissolution dans le plasma que pour l'hémoglobine fixée sur des hématies. Le second admis par GAUTRELET (1903) que l'hémoglobine dissoute est en relation probable avec le chlorure de sodium en excès qui jouerait le rôle d'hématolysant. Ce dernier fait est favorable à l'idée de la production du pigment respiratoire par les hémocytes.

Les variations si considérables que nous avons notées dans

la formule sanguine d'Annélides vivant côte à côte et menant le même genre de vie semblent tout d'abord inexplicables. A mon sens, elles sont sous la dépendance de la variabilité des organes affectés à la respiration et de la diversité des processus mis en œuvre pour éviter l'asphyxie qui guette des êtres vivant le plus souvent dans le sable ou dans un tube où l'eau se renouvelle difficilement.

Tout d'abord on peut poser en principe que la majorité des Polychètes possèdent un système circulatoire clos pourvu d'un sang coloré par un pigment en dissolution dans le plasma et admettre que les formes primitives elles-mêmes en sont pourvues.

Le cas de la *Magelona* possédant des hématies vraies pourrait s'expliquer par une diminution du pouvoir hémolysant du plasma sanguin.

Les Polychètes à sang incolore auraient perdu l'hémoglobine de leur plasma par suite de la régression des organes respiratoires et ce pigment se serait porté chez quelques formes sur le système nerveux qui est le tissu le plus avide d'oxygène. Une telle disposition a pu apparaître de façon convergente dans plusieurs groupes.

La disparition des branchies peut s'expliquer chez le Chétopère, comme chez l'Aphrodite, par le développement de mécanismes spéciaux destinés à assurer une circulation active de l'eau aérée (mouvements des rames en palettes, contractions des élytres). Il existe bien, il est vrai, des branchies chez quelques Aphroditiens, mais comme l'a montré BOUNHIOL (1902) ces branchies, d'ailleurs anangiées, n'en sont point.

Une des variations les plus importantes est l'apparition des hématies coelomiques à hémoglobine qui s'est faite sans doute tout d'abord chez les espèces pourvues d'un appareil circulatoire bien développé, comme la *Terebella lapidaria* ou la *Travisia Forbesii*.

Nous avons vu que chez ces espèces, les hématies pourvues de réserves grasses et produisant des grains verts pouvaient être considérées comme les équivalents des éléocytes. Il semble plausible d'admettre chez les Térébelliens branchiés que les réserves oxyphiles des éléocytes formées de nucléoprotéides ont pu se transformer en hémoglobine. Ce caractère de la présence des hématies cœlomiques une fois fixé, l'hématose est assurée par la lymphe et par un processus plus favorable que celui de l'hémoglobine dissoute. On a le type *Terebella lapidaria* pourvu d'une intense respiration cutanée dont BOUNHIOL (1902) a mesuré la valeur. Le pouvoir respiratoire acquis par la lymphe a rendu inutiles les branchies qui régressent, entraînant la régression de l'ensemble de l'appareil circulatoire. On arrive ainsi au type *Polycirrus hæmatodes* dépourvu de branchies, d'appareil circulatoire, mais muni d'hématies dans le liquide cavitaires affecté à la fois à la respiration et à la nutrition.

Par suite sans doute de la diminution de la taille, l'hématose peut être assurée directement par la voie cutanée, les hématies disparaissent. Ainsi se trouve réalisée la disposition qu'on rencontre chez la majorité des *Polycirriens*.

Quant aux Capitelliens, ils seraient à la *Travisia Forbesii* chez laquelle j'ai montré la coexistence d'un sang coloré avec une lymphe à hématies, ce que le *Polycirrus hæmatodes* est à la *Terebella lapidaria*. Il me semble inutile de répéter l'explication.

Le type Glycérien serait apparu de façon analogue, la disparition de l'appareil vasculaire étant provoquée par l'avantageuse suppléance des hématies cœlomiques.

D'après la conception que je viens d'exposer, il n'y aurait point chez les Capitelliens et les Glycériens un mélange du sang et de la lymphe. Le sang proprement dit a disparu et on trouve une *lymphe à hématies* qu'il est, à mon sens, absolument

impropre de nommer *hémolymph*, car elle n'est nullement homologue de l'hémolymph de beaucoup d'autres Invertébrés.

Il me semble que l'hypothèse que je viens d'exposer est simple et logique. Elle donne une image assez vraisemblable de ce qu'a pu être l'évolution du sang chez les Polychètes. Elle cadre avec les faits et rend compte de toutes les variations observées.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les Annélides Polychètes offrent une variété très grande dans la formule cytologique et physiologique de leur sang. On peut, pour la commodité de l'étude, les diviser en plusieurs groupes basés sur les données histophysiologiques et ne coïncidant pas toujours avec les familles zoologiques, comme c'est le cas pour les Térébelliens.

Nous avons fourni dans le paragraphe précédent une tentative d'explication de ces variations sanguines.

Nous donnerons ci-dessous non point un résumé complet du travail, mais exclusivement les résultats personnels. Il y a donc lieu pour une vue d'ensemble de se reporter au texte lui-même. De plus de nombreux résultats de détail ne seront pas indiqués ici.

1° *Polychètes pourvus d'un sang coloré et d'une lymphe à hématies :*

J'ai noté chez la *Travisia Forbesii*, comme chez la *Terebella lapidaria* où CLAPARÈDE avait découvert un fait comparable, la coexistence curieuse d'hématies chargées d'hémoglobine avec un appareil circulatoire à sang rouge. Chez ces deux espèces j'ai constaté la présence inattendue de sphérules graisseuses et de grains bruns de nature purique dans les hématies (pl. I, fig. 1, 2, 3, 6).

Dans ce groupe comme dans tous les autres j'ai étudié de façon détaillée la cytologie du liquide cavitaire observant des types variés de leucocytes et de granulocytes non encore signalés dans ces diverses espèces. Il n'est pas possible d'insis-

ter ici sur ces observations qui n'ont point un caractère général.

2° *Polychètes pourvus d'un sang coloré et d'une lymphe à éléocytes :*

Les éléocytes sont des leucocytes volumineux chargés de réserves graisseuses et de grains oxyphiles très abondants chez certains types lors de la maturité sexuelle. Par suite de la consommation des réserves, on voit apparaître dans ces cellules, soit des cristaux, soit des grains verts qui représentent des corps puriques. Très volumineux chez le *Spirographe* (pl. I, fig. 46), les éléocytes sont de petite taille dans d'autres espèces comme la *Sabel'a pavonina* et le *Branchiomma vesiculosum* (pl. I, fig. 23, 24, 25, 29, 39, 43, 48). Ils sont particulièrement abondants chez les Néréidiens où ils peuvent prendre l'apparence d'un corps graisseux (pl. II, fig. 1, 2, 5, 6, 9).

3° *Polychètes pourvus d'un appareil circulatoire à sang coloré et d'une lymphe à leucocytes.*

On trouve seulement des leucocytes qui sont parfois même très rares. J'ai noté l'existence dans ce groupe de leucocytes granuleux non encore signalés chez les Téléthusiens et de cellules à granulations oxyphiles jouant le rôle de cellules vitellines chez les *Lumbriconereis* et montrant le rôle évident de réserves que jouent les granulations éosinophiles chez les Invertébrés.

4° *Polychètes pourvus d'un appareil circulatoire à sang incolore.*

Chez ces espèces, contrairement à l'opinion classique, il ne semble pas y avoir de communication entre l'appareil circulatoire et le coelome. On ne trouve ni dans la lymphe, ni dans le sang de pigment respiratoire à réaction peroxydasique. Par contre, l'hémoglobine imprègne le système nerveux dans plusieurs familles, en particulier chez les Aphroditiens et les Phyllodociens. Il existe des hémocytes dans le sang incolore, contrairement à une opinion très répandue.

Chez l'Aphrodite, le sang est incolore. Si l'appareil circulatoire est coloré, j'ai pu établir que c'est par suite de la présence dans les parois vasculaires de cellules chargées de grains de tétronérythrine (pl. II, fig. 23).

Chez les Chétoptériens, j'ai démontré par des arguments chimiques, spectroscopiques et cytologiques que le pigment vert des cellules intestinales est une chlorophylle modifiée en milieu acide, contrairement aux conclusions de RAY-LANKESTER et de M^{lle} NEWBIGIN. Ce pigment doit être classé dans le groupe des *entérochlorophylles*. J'ai pu l'obtenir sous une forme cristallisée et je l'ai rencontré dans le coelome où il colore les globules de graisse provenant des cellules intestinales (pl. II, fig. 7, 12, 16, 17).

On le trouve dans les leucocytes qui transportent ce pigment de l'intestin vers l'épiderme. Les leucocytes des Chétoptériens sont pourvus d'un pouvoir phagocytaire marqué qui s'exerce sur les spermatozoïdes et sur les grains de chétoptérine (pl. II, fig. 10, 21, 37, 38).

5° *Polychètes pourvus d'un appareil circulatoire contenant des hématies vraies.*

Il existe de vraies hématies anucléées chargées d'hémérythrine dans l'appareil circulatoire de la *Magelona papillicornis*. C'est le seul exemple d'hématies anucléées connu jusqu'ici parmi les Invertébrés. J'ai observé que ces hématies possèdent une fine membrane et de minuscules granulations sidérophiles (pl. V, fig. 2, 3 et 4).

6° *Polychètes sans appareil circulatoire pourvus d'une lymph: à hématies.*

Les Capitelliens possèdent des hématies lamelleuses très minces comparables à celles des Tylopodes. Ils ont aussi des granulocytes volumineux chez lesquels j'ai observé des granulations basophiles et métachromatiques.

Les Glycériens ont des hématies discoïdes contenant, comme le fait est général, des granulations graisseuses qui n'avaient pas encore été observées ainsi que des grains d'excrétion. J'ai trouvé chez les Glycériens des leucocytes granuleux de plusieurs types dont les plus volumineux ont des granulations amphophiles basophiles (pl. III).

ORGANES LYMPHOGENES OU PRÉTENDUS TELS.

1^o Les amas lymphoïdes juxtanéphridiaux se rencontrent chez beaucoup d'espèces. Ils doivent être considérés comme des accumulations de leucocytes gorgés de débris absorbés attirés vers la néphridie par un tactisme spécial.

2^o Doivent seuls être considérés comme organes lymphoïdes vrais les épaississements de l'épithélium coelomique qu'on observe le plus souvent autour des petits vaisseaux transversaux. On y trouve des cellules jeunes présentant des mitoses fréquentes et dans certains groupes comme chez les Glycériens, on y rencontre un reticulum qui en fait des organes lymphoïdes véritables.

Ce sont ces organes qui produisent les hématies chez les Glycériens. La teinte rouge de la chaîne nerveuse est due à l'hémoglobine qui imprègne la névroglie.

3^o Le corps cardiaque est un organe situé en général dans le cœur branchial. Il est formé de petites cellules à gros noyau souvent pourvu d'un nucléole.

J'ai observé dans le cytoplasme de ces cellules chez le *Chloræma Dujarini* des filaments mitochondriaux en relation avec la sécrétion des grains bruns qui remplissent les cellules chez les individus âgés (pl. VII, fig. 2). Le corps cardiaque se présente le plus souvent en cordons distincts. Dans certains cas il forme une masse homogène qui peut remplir presque complètement la lumière du cœur. On n'observe jamais de lumière

dans ces cordons. Contrairement à l'opinion de M. CUÉNOT il n'y a pas de réticulum conjonctif.

Cet organe est le plus souvent séparé du sang par un endothélium vrai continu qui peut manquer en certains points et chez certaines espèces. L'organe s'accroît par ses extrémités où j'ai constaté de nombreuses mitoses.

Dans le développement il y a chez la *Terebella lapidaria* continuité entre l'épithélium coelomique, le tissu du mésentère et le corps cardiaque. L'origine mésoblastique de ce dernier semble donc probable, ce qui est en contradiction avec les vues de VEJDovsky chez les Oligochètes.

4^o J'ai montré par une étude histochimique que les grains verts du corps cardiaque sont des concrétions puriques de structure complexe. Ils sont formés d'urate acide de soude imprégné de pigments uratiques ayant peut-être des affinités avec la chétoptérine et les xanthophylles. Ils possèdent une écorce lipoïde et sont chargés d'une peroxydase qui est une diastase désamidifiante.

Les résultats obtenus sur le corps cardiaque sont applicables aux autres grains verts de l'organisme des Annélides, même à ceux des hématies qui donnent des réactions semblables et doivent être considérés aussi comme des grains d'excrétion.

Le corps cardiaque fonctionne comme un rein d'accumulation. Il est l'homologue du chloragogue extravasculaire et n'est nullement un organe lymphoïde.

SANG VASCULAIRE EN GÉNÉRAL

1^o Le plus souvent, le pigment respiratoire est en dissolution dans le plasma. L'hémoglobine est chez quelques espèces remplacée par un pigment voisin rouge ou vert, la chlorocrurine. J'ai pu obtenir ce pigment à l'état cristallisé.

Dans toutes les espèces étudiées, la chlorocruorine m'a donné la réaction de TEICHMANN avec des cristaux d'hémine typiques. Avec les corps oxydants, j'ai obtenu un dérivé brun comparable à la méthémoglobine.

2° Les hémocytes doivent être distingués des hématies qui sont presque toujours célomiques. Ils ont une morphologie de microlymphocytes ou de lymphocytes, jamais de granulocytes. Ils présentent quelquefois des grains d'excrétion qui n'ont aucun rôle dans la production du pigment respiratoire, contrairement à la théorie de M. CUÉNOT.

On trouve des hémocytes même dans les espèces à sang incolore.

L'origine exotropique des hémocytes est peu probable.

J'ai constaté leur multiplication par amitose.

LYMPHE EN GÉNÉRAL :

1° La lymphe, le plus souvent incolore, peut être colorée par la chlorocruorine chez les Chlorémiens et le Spirographe. Elle contient du fibrinogène chez l'Arénicole où l'on observe une coagulation rapide avec formation d'un caillot très rétractile. Je n'ai point constaté la présence de thrombocytes chez cette espèce.

2° J'ai noté l'existence très générale chez les Polychètes du lymphocyte à caractère de microlymphocyte pourvu d'un cytoplasme basophile. Il se multiplie par mitose et paraît dériver de la division de cellules ressemblant à des *hémocytoblastes* pourvus d'un chondriome caractéristique (pl. IV, fig. 10).

3° Les leucocytes à cytoplasme abondant (monocytes) présentent d'une façon très générale le type fusiforme commun aux Chétopodes et aux Némertiens. Je les considère, contrairement à SIEDLECKI, comme une forme d'activité, manifestant leur ami-

boïsme. Il s'agit de pseudopodes digitiformes opposés (pl. III, fig. 39 et pl. VI, fig. 4 à 6).

Ces leucocytes sont pourvus d'un pouvoir phagocytaire très marqué (phagocytose de spermatozoïdes, d'hématies, de granulocytes). Le rôle excréteur de ces cellules n'est qu'une manifestation de leur pouvoir phagocytaire.

4^o J'ai noté l'existence très générale des granulocytes même chez les formes à éléocytes où on les croyait absents.

Ce ne sont point des leucocytes âgés chargés tardivement de granulations. Ils dérivent de formes jeunes de très petite taille à caractères de lymphocytes ou d'érythroblastes lymphoïdes (pl. I, fig. 31).

Les granulations d'abord très fines, paraissent dériver de chondriosomes très petits. Elles se développent comme des grains de sécrétion.

Par toutes leurs réactions, elles se rapprochent le plus souvent des granulations oxyphiles des Mammifères.

Il existe cependant chez les Nephthydiens, les Glycériens et les Capitelliens des granulations à tendance basophile qui se montrent basophiles avec métachromasie chez les formes âgées.

L'oxyphilie n'est donc pas absolument générale.

J'ai constaté l'existence de granulocytes à vacuoles graisseuses qui constituent des types de transition entre les granulocytes et les éléocytes (pl. I, fig. 33, 36, 37).

5^o Les éléocytes sont des leucocytes géants bourrés de granulations graisseuses et souvent aussi de sphérules oxyphiles. Ces sphérules ont tous les caractères de granulations z. A côté de ces inclusions on trouve des cristaux ou des grains verts représentant des corps puriques résultant de la désintégration des nucléoprotéides qui constituent les sphérules oxyphiles. L'éléocyte peut être réduit à une enveloppe bourrée de grains d'excrétion par suite de la consommation totale de ses réserves (pl. I, fig. 30).

Par tous leurs caractères comme par leur évolution, les éléocytes méritent d'être rapprochés des cellules adipeuses des Insectes.

Aucun exemple ne montre plus nettement que l'étude de l'évolution des éléocytes le rôle de réserve albuminoïde joué par la granulation oxyphile chez les Invertébrés.

6° L'hématie des Polychètes est une cellule formée d'une membraned'enveloppe ou crusta soutenue par une strie bordante. Cette dernière que j'ai observée le premier chez les Invertébrés et chez l'homme paraît être très générale et jouer un rôle important dans le maintien de la forme discoïde de l'hématie (pl. II, fig. 31, 34 et 35, 40 et 41 ; pl. III, fig. 30, 32 et 33 ; pl. IV, fig. 7 à 9).

L'endosome est fluide et contient des sphérules dont j'ai montré la nature grasseuse et la généralité. Il contient aussi des grains d'excrétion très probablement d'origine endogène.

Par l'étude des phénomènes d'hémolyse, l'hématie des Polychètes se rapproche absolument de celle des Mammifères, de même par l'action des solutions hypertoniques. Les pseudopodes vus par GOODRICH sont homologues de la forme crénelée qu'on observe chez les Mammifères.

Par sa structure, l'hématie des Polychètes confirme les vues de WEIDENREICH sur la structure de l'hématie en général.

Le noyau des globules rouges présente surtout chez les Glycériens des phénomènes ressemblant à la pycnose, et des figures d'amitose, sans doute en relation avec sa multiplication.

Les hématies semblent se différencier aux dépens de cellules ayant les caractères de l'érythroblaste lymphoïde dont l'oxyphilie du cytoplasme augmente progressivement (pl. I, fig. 26 à 28 ; pl. III, fig. 4).

Contrairement à l'idée de DANTSCHAKOFF la condition intravasculaire n'est nullement nécessaire pour que l'hémoblaste se

différencie en hématies. Sauf chez la *Magelona*, les hématies des Polychètes sont en effet toujours cœlomiques.

La définition la plus générale qu'on puisse donner de l'hématie comprend deux caractères : l'un d'ordre physiologique, la présence du pigment respiratoire, l'autre d'ordre morphologique, la présence d'une membrane.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABBOTT, The blood-cells of *Thalassemia mellita*. (*Wash. Univ. Studies. St.-Louis*, n° 1. 1913.)
- ABDERHALDEN, Biochemisches Handlexikon.
- ANCEL et BOUIN, (P.) La méthode des injections physiologiques et la détermination des cellules excrétrices. (*C. R. Soc. Biol.* t. LXXIV, pp. 1209- 1211.)
- ANGLAS, Observations sur les métamorphoses internes de la guêpe et de l'abeille. (*Bull. Scient. Fr. et Belg.* XXXIII, 1900).
- ARNOLD, Der Farbenwechsel der Zellgranula insbesondere der Acidophilen (*Centrbl. f. Allg. Path. u. path. Anat.* Bd X. 1899). — Ueber granulafärbung lebender und überlebender gewebe. (*Arch. f. path. Anat. u. Phys.* Bd. CLVII. 1900.)
- ARWIDSSON, Studien über die Skandinavischen und arktischen Maldaniden. (*In. diss.* Upsala. 1906.)
- ASHWORTH, Memoir on Arenicola. (*Proc Trans. of. Liverp. Biol. Soc.* vol. XVIII. 1904.)
- ASHWORTH, Catalogue of the Chætopoda in the British Museum. Polychæta I. Arenicolidæ. London. 1912.
- ASWADOUROVA (M^{lle} N.). Recherches sur la formation de quelques cellules pigmentaires et des pigments. (*Arch. d'Anat. micr.* t. XV. 1913. pp. 154-314.)
- ATTEMS, Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Scololeps fuliginosus* Clap. *Wien.* 1902.
- AUDIBERT, Le globule éosinophile du sang. (*Presse Médicale.* 1902. p. 1035).
- AUDIBERT, Rôle du leucocyte éosinophile dans l'économie. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, t. LIV. 1902).
- AUDOUIN ET EDWARDS. Classification des Annélides. (*Ann. des Sc. nat.*, t. XXVII à XXX 1830-34.)
- AYNAUD, Les globulins des Mammifères. (*Thèse Méd.* Paris. 1909. Steinheil.)

- BATESON, The later stages in the development of *Balanoglossus Kowalevskii* with a suggestion as to the affinities of the Enteropneusta. (*Q. J. Micr. Sc. N. S.* t. XXV. 1885.)
- BEAUCHAMP (P. de), Les colorations vitales. (*Année biol.* T. II. 1906).
— Sur la présence d'un hémocœle chez *Dinophilus*. (*Bull. Soc. Zool. Fr.* t. XXV pp. 18-25. 1910.)
- BEAUCHAMP (P. de), Conceptions récentes sur l'Anatomie et l'embryogénie comparée des vers et des groupes voisins. Les théories du trophocœle. (*Bull. Scient. Fr. et Belg.* t. XLV, pp. 106-148. 1911.)
- BEDDARD, A monograph of the Order of Oligochaeta. Oxford (1895).
- BENEDEN (P. van). Histoire naturelle du g. *Capitella*. (*B. Acad. de Belg.*, t. III. 1857.)
- BENHAM, B. Worms, Rotifers and Polyzoa-in the Cambridge Natural History, t. II. Macmillan. (London, 1896.)
- BENHAM, The blood of *Magelona*. (*Q. J. Micr. Sc.* 3^e série. vol. XXXIX, pp. 1-17. 1 pl. 1897.)
- BENHAM, The coelomic fluid of *Acanthodilids*. *Q. J. (Micr. Sc.* 3^e série, vol. XLIV, 1901.)
- BERGH, Beiträge zur vergleichenden histologie. II. Ueber den Bau der Gefässe bei den Anneliden. Heft 45 et 49. (*Anat. Heft. Mercked und Bonnet*. Wiesbaden. 1900.)
- BERLESE, Osservazioni sui fenomeni che avvengono durante la ninfa degli Insetti metabolici. Tessuto adiposo (trofocite); Tessuto muscolare (miociti). (*Rev. pat. veget. Firenze* Anno 8, 10 et 11 1899-1900-1901.)
- BERLESE, Gli Insetti. Milano. 1909.
- BETANCES, Sur l'existence des plaquettes chez l'*Astacus fluviatilis*. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXI.)
- BETANCES, Les cellules du sang de l'*Astacus fluviatilis*. *Arch. Anat. Micr.*, t. XVIII, fasc 1-1921.)
- BEZANÇON et LABBÉ M., Traité d'hématologie. Paris. 1904.
- BLAINVILLE (de), Dictionnaire Sc. Nat., t. LVII. Art. Vers. 1827.
- BLÈS, On the Anatomy of the Chlorhœmidæ. (*Rep. 61^e Meet. Brit. Ass. Adr. S.* — 1891.)
- BLOMFIELD et BOURNE. On the occurrence of corpuscles in the red vascular fluid of Chaetopods. (*Qu. Journ. Micr. Sc.* t. XXI, pp. 500-501. 1881.)
- BLUMENTHAL, Étude expérimentale des modifications fonctionnelles des organes hématopoiétiques. (*Arch. di Fisiol.*, t. II. 1904.)

- BOCK (M. de), Le corps cardiaque et les amibocytes des oligochètes limicoles. (*Revue Suisse Zool.*, t. VIII. 1900.)
- BORODINE, *Botan Zeit* t. XL., p. 608. 1882.
- BOTTAZZI, La pression osmotique du sang des animaux marins. (*Arch. ital. Biol.*, t. XXVIII., pp. 61-72. 1897.)
- BOTTAZZI, Untersuchungen über die Kolloiden der Leibes höhlen flüssigkeit und der Blutes der Seetiere. (*Zs. Kolloide Dresden.* 5-1909.)
- BOUNHIOL, Recherches biologiques expérimentales sur la respiration des Annélides Polychètes. (*Thèse Fac. Sc. Paris.* 1902.)
- BOURNE, Contribution to the Anatomy of the Hirudinea (*Qu. J. Micr. Sc.*, t. XXIV. 1884.)
- BRANDES, Die Ursache der Grünfärbung des Darmes von Chætopterus. (*Zeitsch. Naturwiss. Leipzig*, t. LXX. 1898.)
- BRAZIL, Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides Polychètes. (*Arch. zool. exple. et g^{le}. 4^e série*, t. II. 1904.)
- BRUNOTTE, Recherches anatomiques sur une espèce du g. Branchioma. (*Trav. St. Zool. de Cette.* t. III. 1888.)
- BRUNTZ, Sur le rôle excréteur des néphrocytes. (*Ann. des Sc. nat.*, t. XII, pp. 265-276, 1910.)
- BRUNTZ, A propos des néphrocytes et des néphrophagocytes. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV, pp. 643-646. 1913.)
- BRUYNE (de), Contribution à l'étude de la phagocytose. (*Arch. de Biol.* t. XIV.)
- BRUCKE in HERMANN, Handbuch der Physiologie.
- BUCHANAN (M^{re}). Report Brit. Assoc. 1895. (cité d'après Benham.)
- BURGER, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen, nebst Beiträgen zur systematik. (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, t. L. 1890.)
- CABOT, Ring bodies in anemic Blood. (*Journ. Med. Research.* p. 15-18. 1903.)
- CANTACUZÈNE, J., Organes phagocytaires observés chez quelques Annélides marines. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CXXV. 1897.)
- CATTANEO, Sulla morfologia delle cellule amœboidi. (*Bull. Scientifico.* Paris. 1889.)
- CAULLERY M. Sur les Térébelliens de la s. f. Polycirridœ. Malmgr. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. X. 1916.)
- CAULLERY et MESNIL, Sur l'existence de formes épitoques chez les Annélides de la famille des Cirratuliens. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXIII. 1896.)

- CAULLERY et MESNIL, Les formes épitokes et l'évolution des Cirratulien. (*Ann. Un. Lyon.* fasc. 39. 1898.)
- CESARIS-DEMEL A, Sulla sostanza chromatofila endoglobulare in alcuna eritrociti. (*Atti della R. Acc. delle Scienze di Torino*, vol. XXXVI. p. 351. 1901.)
- CESARIS-DEMEL, Sulle formazioni endoglobulari pseudonucleari e sugli anelli di « Cabot » etc. (*Hæmatologica*, t. II, pp. 125-147. 1921.)
- CHAMPY Ch., Le sang et les maladies du sang. Adapt. franç. de l'Atlas des Maladies du sang de Schleip. 1913.
- CHAMPY Ch. et KRITCH, Sur le sort des éléments du sang séparés de l'organisme. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, t. LXXVII, p. 282.)
- CHARRIER, Recherches sur la *Nereis fucata*. (*Actes Soc. Linn de Bordeaux*, t. LXXII, fasc. 1. 1921.)
- CIACCIO, Sui mitochondri degli elementi linfoidi et mieloidi. (*Pathologica*, t. III. 1911.)
- CLAPARÈDE, Glanures zootomiques parmi les Annélides de Portvendres. (*Mém. Soc. Phys. et nat. Genève*, t. XVII. 1864.)
- CLAPARÈDE, Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples. (*Mém. Soc. Phys. et nat. Genève*, t. XIX. 1868.)
- CLAPARÈDE, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. (*Zeitsch. für. Wiss. Zool.*, t. XIX. 1869.)
- CLAPARÈDE, Recherches sur la structure des Annéiides sédentaires. Genève. 1873.
- COMANDON ET JOLLY, Etude cinématographique de la division cellulaire. (*J. de Phys. et de Path. gén.*, t. XVII. 1918.)
- COSMOVICI, Glandes génitales et organes segmentaires des Annélides Polychètes. *Arch. Zool. expl. et gé.* 2^e série, t. VII. 1880.)
- CUÉNOT, Etudes sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale, 2^e partie. Invertébrés. (*Arch. Zool. exp. et gén.* 2^e série t. VII. 1889. Notes et revues, p. 1.)
- CUÉNOT, Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2^e partie. Invertébrés. (*Arch. Zool. exp. et gén.* 2^e série, vol. IX, p. 13. 1891.)
- CUÉNOT, Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. (*Arch. Anat. Micr.*, t. I. pp. 153-192. 1897.)
- CUÉNOT, Etudes physiologiques sur les Oligochètes. (*Arch. Biol.*, t. XV, p. 91. 1897.)
- CUÉNOT, La valeur respiratoire du liquide cavitaire chez quelques Invertébrés. (*Trar. du lab. d'Arcachon*, p. 107. 1900-01.)

- CUÉNOT, Excrétion et phagocytose chez les Sipunculien. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV, pp. 159-161. 1913.)
- CUÉNOT, BRUNTZ et MERCIER, Examen des critiques faites à la méthode des injections physiologiques sur les néphrocytes. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV, pp. 1128-1130 1913.)
- CUNNINGHAM, Some points on the Anatomy of Polychetæ. (*Q. Journ. Micr. Sc.* t. XXVIII. 1888.)
- DANTSCHAKOFF, Equivalence of different hematopoietic anlagen (by method of stimulation of their stem-cells). I, Spleen. (*Amer. Journ. Anat.*, t. XX. 1916.)
- DANTSCHAKOFF, Equivalence of different hematopoietic anlagen (by method of stimulating of their stem-cells) II. Graft of adult spleen on the allantois and response of the allantoic tissues. (*Amer. Journ. Anat.*, t. XXIV. 1918.)
- DEFLANDRE (M^{me}), Histochimie des graisses et de la lécithine (*Thèse Sciences*. Paris. 1903).
- DEHLER A., Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der roten Blutkörperchen beim Hühnenembryo. (*Arch. f. mikr. Anat. und Entwickl.* Bd. XVI. Heft. 3. 1895.)
- DEHORNE A., Recherches sur le Sclerocheilus minutus. (*Arch. zool. exp.* Paris, t. LIII, pp. 61-137 1913.)
- DEHORNE A., Sur le corps graisseux de Nereilepas fucata et sur un cas de blastomycose généralisée des grandes cellules adipeuses. (*C. R. Ass. franç. Av. Sc.*, t. XLIII le H. 1914-15.)
- DEHORNE A., Histolyse et phagocytose musculaire dans le cœlome des Néréides à maturité sexuelle. (*C. R. Ac. Sc.* t. CLXIV, 1922, p. 1043.)
- DEKHUYSEN. Un liquide fixateur isotonique avec l'eau de mer. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXXVII. 1903.)
- DELAUNAY, Les échanges azotés des Invertébrés. *Arch. int. de Physiol.* t. XIII. Liège. Paris.)
- DELAUNAY, Sur quelques faits particuliers à la répartition de l'Az dans le liquide cavitaire des vers. (Aphrodite, aculeata, Sipunculus nudus.) (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIV. pp. 154-156. 1913.)
- DELLA CHIAJE, Memor. sugli animali senza vertebre. Naples t. III. 1828.
- DIWANY, L'hémorragie placentaire. *Thèse Paris*. 1917
- DIWANY. Etude histologique de l'embryotrophe hématique des Mammifères et du tube digestif de quelques Invertébrés hématophages. (*Thèse Fac. Sciences*. Paris. 1919.)

- DUBOSCQ. O., Sur les globules sanguins et les cellules à carminate des Chilopodes. (*Arch. Zool. exp.*, t. VI. Notes et revues n° 1., 4 pl. 1898.)
- DUBOSCQ. O., Recherches sur les Chilopodes. (*Arch. de Zool. exp. et gén.* 3^e série, vol. VI. 1899.)
- DUBREUIL G. Mitochondries des cellules adipeuses. (*C. R. Soc. Biol. Janvier* 1911.)
- DUBREUIL G. Transformation directe des mitochondries et des chondriocotes en graisse dans les cellules adipeuses. *Ibid*, Février 1911.
- DUBREUIL G., Le chondriome et le dispositif de l'activité sécrétoire aux différents stades du développement des éléments cellulaires de la lignée connective, descendants du lymphocyte. (*Arch. d'Anat. micr.*, t. XV. 1913.)
- DUBREUIL et FAVRE, Cytologie des Plasmazellen. Chondriome. Granulations. Corps de Russel. (*C. R. Soc. Biol.* t. LXXVII, nos 20, 21, 24, 25 et 26. 1914.)
- DUBREUIL, Leçons sur les organes lymphopoiétiques hématopoiétiques et hématolytiques. Bordeaux. 1922.
- DYRSSEN (M^{lle} A), Zur Kenntniss des feineren Baues des Hämocöls bei einigen Anneliden. *Iena'sche Zs. Naturw.* t. XLVIII, pp. 365-398, 4 Tafel. 1912.)
- EHLERS, Die Borstenwürmer. Annelida Polychæta. 2 vol. in-4^o Leipzig 1864-68.
- EHLERS, Zur Kenntniss von *Arenicola marina* L. *Nachr. v. d. h. Ges. d. Wiss. z Göttingen* n° 12. 1892.
- EHRlich P. Ueber die Spezif. Granulationen d. Blutes. (*Verhdl. de Berliner physiol. ges. in Arch. f. Physiol.* p. 571. 1879.)
- EHRlich, Farbeanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes. Hirschwald. Berlin 1891.
- EHRlich P., Ueber die Bedeutung der neutrophilen Körnung *Charité Annalen.* XII. 1897.
- EHRlich et LAZARUS, 1898. Die Anaemie. in. *Nothnagel Spezielle Pathol.* VIII. Bd., 1 Heft, 1 Teil. Holder. Wien 1898.
- EWALD, 1880. In Krukenberg. *Vgl. physiol. studien* I Reihe I Abth. S. 165.
- FABRE J H. Etude sur l'instinct et les métamorphoses des Sphégiens. (*Ann. Sc. nat. Zool* 4^e série, t. VI. 1856.)
- FAGE. Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. *Ann. Sc. nat.*, t. III. nos 5 et 6. 1906.

- FAURÉ, FRÉMIET, MAYER et SCHAEFFER. Sur la microchimie des corps gras, application à l'étude des mitochondries. *Arch. Anat. micr.*, t. XII. 1910.
- FAUVEL, Observations sur la circulation des Amphicténiens (*C. R. Ac. Sc.*, 26 oct. 1917.)
- FAUVEL, Recherches sur les Ampharétiens. (*Bull. sc. France et Belgique*, 4^e série, t. XXX, p. 247-488, 10 pl., 1897.)
- FAUVEL, Observations sur les Arénicoliens. (*Mém. Soc. sc. nat. de Cherbourg*, t. XXXI. 1899.)
- FAUVEL, Annélides (in *Camp. scientif. du prince de Monaco*. (*Hiron-delle et Princesse Alice*), t. XLVIII, 1916.)
- FERRATA et VIGLIOLI, Ueber die Cabotschen Ringkörper die azurophilen granulations und die azurophile Polychromatophilie der Erythrozyten. (*Folia hæmatologica*, t. XI, fasc. 2, avril 1911, p. 315-326.)
- FIESSINGER, Nouvelle méthode pour l'étude des peroxydases leucocytaires. (*C. R. Soc. biol.*, 24 mai 1919.)
- FREDERICQ, Composition chimique du sang et des tissus des animaux marins. (*Livre jubilaire de la Soc. de méd. de Gand*, 1884.)
- FREY, Histologie et histochimie. (Édition française par Spillmann-Savy, Paris, 1877.)
- FUCHS, Die Topographie der Blutgefäss system der Chätopoden. (*Iena-Zeitschr. Naturwiss*, XLII, p. 375-484, 1906.)
- FULTON, Animal chlorophyll, its relation to hæmoglobin and to other animal pigments. (*Qu. J. of mic. Science*, t. LXVI, part. II, 1922.)
- FÜRTH (VON), Vergleichende Physiologie der Niederen Tiere-Iéna, 1903.
- GALVAGNI, Histologie des Genus Ctenodrilus Clap. (*Arb. zool. Inst. Wien.*, Bd. XV, 1905.)
- GAMBLE et ASHWORTH, The habits and structure et Arenicola marina. (*Q. J. micr. Sc.*, t. XLI, p. 1-41, pl. I à V, 1898.)
- GAMBLE et ASHWORTH, The anatomy and classification of the Arenicolidae with some observations on their postlarval stages. (*Q. J. Micr. Sc.*, 3^e série, t. XLIII, 1900, pp. 419-569.)
- GAUTRELET, Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. (*Arch. zool. exp. Paris*, série 4, I, 1903.)
- GEDDES, On the convalescence of amiboïd cells into Plasmodia and the so-called Coagulation of Invertebrate fluids. (*Proc. Roy. Soc.*, t. XXX, 1879.)

- GILBERT et WEINBERG, Traité du sang t. I. Baillière, Paris, 1913.
- GLOBUS, Endothelium and wandering connective tissue cells at seat of origin of hemoglobin. (*Cornell medical School. New-York City. Studies from the départ. of Anatomy*, vol. VI, 1915-1917.)
- GOODRICH, Notes on Oligochaetes. (*Q. J. Micr. Sc.*, 3^e série, t. XXXIX, p. 51-70, 1897.)
- GOODRICH, On the nephridia of Polycheta. Part. II, Glycera and Goniada. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, t. XLI, 1898.)
- GRABER, Ueber die Blütörperchen der Insekten. (*Sitz. Acad. Wiss. Wien. Math. Nat. class.*, Bd. LXIV, I Abth, 1871.)
- GRABER, Vergleichende Studien an Keinstreif des Insekten. (*Denksch Akad. Wien.*, 1890.)
- GRAVIER, Recherches sur les Phyllodociens. (*Bull. scient. France et Belgique*, t. XXIX, Lille, Paris, 1897.)
- GRIFFITHS, L'hémérythrine, pigment respiratoire. (*C. R. Ac. sc.*, t. CXV, 1892.)
- GRIFFITHS, Sur la composition de la chlorocruorine. (*Ibid.*, 30 mai 1892.)
- GRIFFITHS, Sur une globuline incolore qui possède une fonction respiratoire. (*Ibid.*, p. 259.)
- GRIFFITHS, Respiratory proteids, London, 1897.
- GROBBEN, Die Pericardialdrüse der Chætopoden Anneliden nebst Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit derselben (*Sitz. d. k. Akad. d. wiss. zu Wien*, t. XCVII, Zool. Anz., 12 sept. 1887).
- GRUBE, Die Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. (*Arch. für naturgesch.*, 1850.)
- HARMMARSTEN, Lehrbuch der Physiologischen Chemie, VII, Auflage, Wiesbaden.
- HATSCHKE, Lehrbuch der Zoologie, Iena, Fischer, 1891.
— System der Anneliden, ein vorläufiger Bericht, *Lotos*, t. XIII, 1893.
- HASWELL, A monograph of the Australian Aphroditea. (*Proc. of the Linn. Soc. of N.-S. Wales*, t. VII, 1883.)
- HASWELL, On some Australian Polychæta. (*Ibid.*, t. IV, 1886.)
- HEIM, Etudes sur le sang des Crustacés Décapodes. (*Thèse Fac. Sciences*, Paris, t. LXI, 1892.)
- HENNEGUY, Les Insectes, Masson, Paris, 1904.
- HENZE M., Untersuchungen über das Blut der Ascidien. (*Zeitsc. f. physiol. Ch.*, Bd. LXXII, p. 494-501, 1910.)

- HENRI, Études de physiologie comparée. Étude du liquide péri-viscéral des Oursins. (*C. R. Soc. biol.*, t. LX, p. 880-82.)
- HERPIN, Sur l'origine et le rôle des cellules à réserves de la cavité générale chez *Perinereis cultrifera* et *Marioni* et sur la différenciation précoce des leucocytes. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 25 juillet 1921.)
- HOLLANDE, L'autohémorrhée ou le rejet du sang chez les Insectes. (*Arch. anat. micr.*, 4 pl. doubles, p. 148. *Th. Sc. nat. Paris*, 1911.)
- HOLLANDE, Les cérédocytes ou cenocytes des Insectes considérés au point de vue chimique. (*Arch. anat. micr.*, t. XVI, n° 25, 66 pl. 3 fig., 1914.)
- HOLLANDE, Formation endogène des cristalloïdes albuminoïdes et des urates des cellules adipeuses de *Vanessa Io* et *Urticæ*. (*Arch. zool. exp.*, t. LIII, fasc. 8, 27 p., 1 pl. double.)
- HOLLANDE, La cellule péricardiale des Insectes. (*Arch. anat. micr.*, t. XVII, fasc. 2 et 3, p. 89-293, 1922.)
- HUBRECHT, Untersuchungen uber Nemertinen aus dem Golf von Neapel. (*Niederl. Arch. f. zool.*, Bd. II, p. 99-135, 1880.)
- JAQUET, Recherches sur le système vasculaire des Annélides. (*Mittheil. Z. stat. Neapel*, vol. VI, p. 197, 1886.)
- JOHNSTON, A catalogue of British non parasitical worms, Londres, 1865.
- JOLLY, Recherches sur la valeur morphologique et la signification des différentes sortes de globules blancs. (*Thèse Paris*, 1898.)
- JOLLY, Sur les hématies des Tylopodes. (*C. R. Soc. biol.*, t. LXXXIII, p. 125-137, 1920.)
- JOSEPH, Ueber die dienkelgrünen Pigmentnetze in Körper des Blutigels. (*Zool. Anz.*, n° 141, 1883.)
- JOURDAIN, Notice zoologique et anatomique sur une espèce de Chétoptères des côtes de la Manche, Paris, 1868.
- JOURDAN, Contribution à l'anatomie des Chlorémiens. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 1886.)
- JOURDAN, Étude anatomique sur le *Siphonostoma diplochaitos*. (*Ann. du Musée d'H. nat. de Marseille*, 1887.)
- JOURDAN, Histologie du g. *Eunice*. (*Ann. Sc. nat.*, 7^e série, t. II, 1877.)
- JOYEUX-LAFFUIE, Étude monographique du Chétoptère. (*Arch. zool. exp.*, 2^e série, t. VIII, 1890.)
- KEFERSTEIN, Untersuchungen über niedere Seethiere. (*Zeit. Wiss.* Bd. XII, p. 123, 1863.)

- KEILIN, On the pharyngeal or salivary gland of the Earthworm. (*Qu. J. micr. Sc.* déc. 1920.)
- KENNEL (VON), Ueber *Ctenodrilus pardalis*. (*Arbeit. d. Zool. zoot. inst.*, Wurzburg, t. V, 1882.)
- KNÖSSINGER, Zur Histologie des Blutes, Wurtzburg, 1865.
- KNOLL, Ueber die Blutkosperchen bei wirbellosen Tieren. (*Sitzber. d. Kais. Akad. Wien*, t. CII, Abt. III, 1893.)
- KOWALEVSKY, Ein Beitrag zur kenntniss der Excretions organe. (*Biol. Centralblatt.*, t. IX, 1889.)
- KOWALEVSKY, Études expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. (*Bull. Ac. Imp. Sc. St-Petersb.*, t. XIII, 1894.)
- KOWALEVSKY, Sur les glandes lymphatiques des Néréides. (*C. R. Congrès Int. Zool.*, 3^e session, Leyde, 1896.)
- KOWALEVSKY, Sur les glandes lymphatiques de *Nereis cultrifera* et *Halla parthenopeia* (en russe). (*Bull. Ac. Sc. St-Petersbourg*, 1896.)
- KOLLMANN (M.), Réactions chromatiques et classification des granulations leucocytaires des Invertébrés. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLIV, 1908.)
- KOLLMANN (M.), Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. (*Ann. Sc. nat. zool.*, 9^e série, vol. VIII, 1908.)
- KOLLMANN, Observations sur les leucocytes granuleux. (*Ann. des Sc. nat.*, 9^e série, p. 44, 1911.)
- KOLLMANN (M.), Sur les diverses variétés microchimiques de granulations leucocytaires. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXII, p. 420, 1912.)
- KRUKENBERG, Beiträge zur kenntniss des Respiration vorgänge bei wirbellosen Tieren. Blutfarbstoffe der Würmer. (*Vergl. Stud.*, I Reihe, I Abth, 1880.)
- KRUKENBERG, Zur vergleichenden Physiologie der Lymph, Hydro und Hæmolymph. (*Vergl. Stud.*, II Reihe, I Abth, 1882.)
- KRUKENBERG, Blut und Lymphe von *Arenicola piscatorum*. (*Vergl. Stud.*, II Reihe, II Abth, 1882.)
- KUKENTHAL, Ueber die lymphoiden zellen der Anneliden. (*Ien. Zeits. f. naturw.*, Bd. XVIII, 1885.)
- KUKENTHAL, Ueber das Nervensystem der Opheliaceen, 1886.
— Beobachtungen am Regenwurm in *Biol. Centr.*, Bd. VIII, 1889.
- LABBÉ (M.), Le sang. Physiologie générale. Les Actualités médicales. Baillièrre, Paris, 1910.
- LADREYT, Sur certains phénomènes de dégénérescence des globules sanguins dans le liquide coelomique de *Sipunculus nudus*. L. (*An. fr. Av. Sc. Congrès de Cherbourg*, 2^e série, 1905.)

- LADREYT, Le chondriome des cellules adipeuses. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXII, p. 375-377, 1919.)
- LAGUESSE, Recherches sur le développement de la rate chez les Poissons. (*Thèse Fac. Sciences*, Paris, 1890.)
- LAGUESSE, Sur l'histogenèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale de la rate chez les Sélaciens. (*Arch. An. méd.*, vol. VI, 1903.)
- LAMBLING, Précis de Biochimie, Masson, Paris, 1919.
- LANG, Beitrage zur einer Trophocoeltheorie. (*Iéna. Zeitsch. Naturwiss.*, t. XXXIV, p. 1-376, 6 pl., 1903.)
- LANINE, Des globules blancs éosinophiles dans le sang des Poissons d'eau douce, Paris. (*C. R. An. anat.*, 13. 1911.)
- LANKESTER (RAY), Note on a new means of examining blood under the microscope. (*Qu. J. Micr. Sc.*, t. IX, 1869.)
- LANKESTER (RAY), Abstract of a report on the spectroscopic examination of certain animal substances. (*Journ. of Anat. and Phys.*, 2^e série, t. III, 1867-70.)
- LANKESTER (RAY), Contribution to the Knowledge of hemoglobin. (*Proc. Roy. Soc.*, t. XXI, n° 140, 1872-73.)
- LANKESTER (RAY), The vascular fluid of the Earthworm. (*Q. J. Micr. Sc.*, t. XVIII, 1878.)
- LANKESTER (RAY), On the connective and vasifactive tissue of the medicinal Leech. (*Q. J. Micr. Sc.*, t. XX, 1880.)
- LANKESTER (RAY), On Thalessema Neptuni. (*Zool. Anz.*, Bd. IV, n° 87, 1881.)
- LANKESTER (RAY), On Hamingia arctica. (*Ann. and. Mag. nat. Hist.*, 1883.)
- LANKESTER (RAY), On the green pigment of the intestinal wall of the Annelid Choetopterus. (*Q. J. Micr. Sc.*, t. XL, p. 447-468, 4 pl. 1897.)
- LAULANIÉ, Éléments de physiologie, Paris, 1902.
- LAVDOWSKI (1896), Cité d'après Meves, 1911.
- LEE, Beitrage zur keuntniss der [Serpuliden. (*Jen. Zs. Natw.*, t. XLVIII, p. 433-478, 1912.)
- LEITCH, The functions of hæmoglobin in Invertebrates with special reference to Planorbis and Chironomus larvæ. (*Journ. Physiol.* t. L, p. 370-4, 1916.)
- LESPÊS, Étude anatomique sur un Chétoptère. (*Ann. Sc. nat. zool.*, 5^e série, t. XV, 1871.)
- LEVADITI, Le leucocyte et ses granulations. (*Coll. Scientia, Série biol.*, n° 15-16, 1902.)

- LEVADITI, Contribution à l'étude des Mastzellen et de la Mastzellen leucocytose. (*Thèse de Paris*, 1902.)
- LEYDIG, Traité d'histologie. Trad. franç. de Lahillonne, 1866.
- LIM-BOON-KENG, On the coelomic fluid of *Lumbricus terrestris* in reference to a protective mechanism. (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, t. CLXXXVI, 1895.)
- LÖWITT, Ueber die Beziehungen der weissen Blut körperchen zur Blutgerinnung. (*Ziegler's Beiträge*, 1889.)
- LOWITT, Ueber amitotische Kerntheilung. (*Biol. Centralbl.* 1891.)
— Ueber Neubildung und Beschaffenheit der weissen Blutkörperchen. (*Ziegler's Beitr.*, Bd. X, 1891.)
- MACALLUM, On the distribution of assimilated iron compounds other than hæmoglobin and hæmatin in animal and vegetable cells. (*Q. J. Micr. Sc.*, t. XXXVIII, 1895.)
- MAC-INTOSH, On the structure of Magelona. (*Proc. R. Soc.*, t. XXV, 1877.)
- MAC-INTOSH, Beiträge zur Anatomie von Magelona. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, 1878.)
- MAC-INTOSH, Contribution to our Knowledge of the Anneliden. (*Qu. J. Micr. Sc.*, vol. XXXVI, 1894.)
- MAC-INTOSH, A monograph of the British Annelids. (*Ray society London*, 1900.)
- MAC-MUNN, On the chromatology of the blood of some Invertebrates. (*Q. J. Micr. Sc.*, t. LXXV, 1885.)
- MAC-MUNN, Contribution to animal chromatology. (*Qu. J. Micr. Sc.*, t. XXX, p. 2-51-96, 1889.)
- MAC-MUNN, On the gastric gland of Mollusca and Decapod Crustacea ; its structure and functions. (*Phil. Trans. of Roy. Soc. of London*, t. CXCVIII (série B), p. 1-34, 1900.)
- MALAUQUIN, Recherches sur les Syllidiens. (*Mem. Soc. Sc. Lille*, 1893.)
- MALMGREN, Nordiska Hafs-Annulater. (*K. Vet. Akad. Forh. Stockholm*, t. XXII, 1865.)
- MALMGREN, Annulata Polychæta Septisbergica. (*Ibid.*, t. XXIV, 1867.)
- MANN, Physiological histology, Oxford, 1902.
- MARCHAL, L'acide urique chez les Invertébrés. (*Soc. zool. de France*, t. III, p. 48-54.)
- MARINO, Sur la non-existence des neutrophiles d'Ehrlich dans le sang de l'homme et du singe. (*Ann. Inst. Past.*, t. XVII, 1903.)
- MARINESCO, Recherches histologiques sur les oxydases. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXI, 1919, p. 98-102.)

- MARINESCO. Études histologiques sur les oxydases et les peroxydases. (*Ibid.*, p. 258-260.)
- MAUMUS, Les altérations nucléaires. Contribution à l'étude de la mort de la cellule. (*Thèse de médecine*, Paris, 1907.)
- METALNIKOFF, Das Blut und die Excretionsorgane von *Sipunculus nudus*. (*Mitth. Zool. Stat. z. Neapel*, 1899, Bd. XIII.)
- METALNIKOFF, *Sipunculus nudus*. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. LXVIII 1900.)
- MEVES, Die roten Blutkörperchen der Amphibien. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXVII, Abt. I, 1911.)
- MEYER (E.), Zur Anatomie und Histologie von *Polyphtalmus pictus*. (*Arch. Mikr. Anat.*, t. XXXII, 1882.)
- MEYER (E.), Studien über der Körperbau der Anneliden, I. (*Mitt. Stat. Neapel*, t. VIII, 1887.)
- MEYER (E.). (*Ibid.*, t. II, 1888.)
- MICHAELIS et WOLFF, Ueber granula in Lymphocyten. (*Arch. f. path. Anat. und Physiol.*, Bd. CLXVII, 1902.)
- MICHAELSEN, Ueber Chylusgefäßsystem bei Enchytrœiden. (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXVIII.)
- MICHAELSEN, Enchytrœidenstudien. (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXX, 1887.)
- MICHEL, Recherches sur la régénération chez les Annélides. (*Thèse Sc. Paris*, 1898.)
- MILNE-EDWARDS, Recherches pour servir à l'histoire de la circulation du sang chez les Annélides. (*Ann. des Sc. nat.*, 2^e série, t. X, p. 196, 1837.)
- MILNE-EDWARDS, Physiologie et anatomie comparées, Paris, t. I, 1857.
- MONTICELLI, Sullo *Ctenodrilus serratus*. (*Boll. della Soc. di nat. in Napoli*, vol. VII, 1897.)
- MORAT et DOYON, Traité de physiologie. T. I. Fonctions élémentaires, p. 524, Masson, Paris, 1904.
- MULON, Action de l'acide osmique sur la graisse surrénale et sur les graisses en général. (*C. R. Ass. anat. Toulouse*, 1904.)
- NEWBIGIN (M^{lle} M.), On certain green (chlorophylloid) pigment in Invertebrates. (*Quart. J. of Micr. Sc.*, N. S., t. XLI, p. 391-431, 1898.)
- NICOLAS, Sur quelques particularités de la structure des érythrocytes nucléés après coloration par l'hématoxyline ferrique (*Bibl. anat.* t. IV, p. 16-20, 1896).

- NUSSBAUM, Zur Anatomie und systematik der Enchytrœiden. (*Biol. Centrbl.*, Bd. XV, 1895.)
- NUSSBAUM et RAKOVSKY, Ein Beitrag zur näheren kenntniss der Anat. des Ruckengefässes u. des sog Herzkörpers bei d. Enchytrœiden. (*Biol. Centrbl.*, Bd. XVII, 1897.)
- ORLANDI, Maldanidi del golfo di Napoli con osservazioni sopra alcuni punti della loro anatomia ed istologia. (*Atti Soc. Ligust.*, t. IX, p. 257-311, 1898.)
- OTTO, De Sternapside et Siphonostomate. (*Nova Acad. Cæs. Léopold Nat. Cur.*, X, pars 2. 1821.)
- OWSJANNIKOW, Ueber Blutkörperchen. (*Bull. Acad. Im. St-Pétersbourg*, 5^e série, vol. II, 1895.)
- PACAUT. — Le système des noyaux géminés dans les épithéliums cornés des Mammifères. Contributions à l'étude de l' Amitose. (*Thèse Médecine*. Paris, 1909.)
- PALLAS. — Miscellanea zoologica (1766-68).
- PAPPENHEIM, Ueber die Deutung und Bedeutung einkemiger Leukocytenformen in entzündlichen Zellanhäufungen mit besonderer Rücksicht auf die lokale Eosinophilie. (*Fol. hæmatol.*, t. VIII, 1909.)
- PAPPENHEIM, Atlas der Menschlichen Blutzellen, Iena, 36 pl. 1911.
- PASTEUR-VALLERY-RADOT et LHERITIER, Parallélisme entre la résistance globulaire aux solutions chlorurées sodiques et la dimension de l'hématie chez les Mammifères. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXII, p. 195, 1919.)
- PEREZ Ch., Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.) (*Arch. Zool. ex. et gen.* 5^e série, t. IV, p. 1-274, pl. I-XVI, 1910).
- PEREZ Ch., Sur les inclusions des cellules grasses des Insectes pendant la métamorphose (*Arch. Zool. exp. et gén.*, t. LIX. Notes et revues, n° 1, p. 5-10, 1920).
- PERRIER E., Traité de Zoologie, 1896, Paris. Masson.
- PETRY, Zur Chemie der Zellgranula. Ueber die Eigenschaften der eosinophilen Leucocytengranula. *Wien. Klin. Wochens.*, 1908.
- PETTIT, Sur la pyknose du noyau des hématies (*C. R. Soc. Biol.*, t. VIII, 1902).
- PEYREGA (M^{lle}), Spectrographie du sang de l'Arénicole (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLIV, 1912, pp. 1732-34).
- PICTON, On the corpuscles of certain marine Worms. *Trans. Biol. Soc. Liverpool*, vol. XII, pp. 136-154, 1897).

- PICTON, On the heart body and coelomic fluid of certain Polychœta. (*Qu. Journ. Micr. Sc.*, t. XLI, 1898.)
- PIETTRE et VILA, Cités d'après Lambling.
- PLATO, Sur la coloration vitale des phagocytes de l'Homme et de quelques Mammifères par le rouge neutre (analysé par le professeur Prenant in *Année biologique* 1899-1900, p. 59).
- POLICARD, Précis d'histologie physiologique. (O. Doin, Paris, 1922).
- POUCHET, Notes sur les leucocytes de Semmer et les cellules éosinophiles d'Ehrlich. (*Journ. Anat. et Phys.*, vol. XVI, 1880, p. 685.)
- PRENANT (A.), Méthodes et résultats de la microchimie (*Journ. Anat. et Physiol.* Année XLVI, 1910).
- PRENANT (A.), Figure hémoglobinique de laquage dans le sang de la rate du cheval (*C. R. Ass. Anat.*, 16^e R., Paris, 1921, pp. 39-44).
- PRENANT (A.), [L'histologie comparée (*Revue gén. des Sciences*, n° 19, 1921, pp. 550-553).
- PRENANT, BOUIN et MAILLARD, Traité d'histologie, t. I, Cytologie générale et spéciale. Paris, Schleicher, 1904.
- PRENANT (M.) (1), Recherches sur les rhabdites des Turbellariés. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, t. LVIII, pp. 219-250, pl. IX.)
- PRENANT (M.), (2) Sur une technique de coloration des vaisseaux. (*Bull. Soc. Zool. de Fr.*, t. XLVI, p. 140, 1921.)
- PRENANT (M.), (3) Sur la répartition d'une peroxydase chez les Invertébrés. *Ibid.* p. 148.
- PRENANT, (M) (4) Sur l'apparition de l'hémoglobine dans les hématies des Vertébrés. (*C. R. Soc. Biol.* t. LXXXI, pp. 912-914, 1921.)
- PRENANT (M) (5), Sur une nouvelle série naturelle de pigments animaux (*Bull. Soc. Zool. de Fr.* t. XLVII, p. 140, 1922.)
- PRENANT (M) (6), Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. Essai d'histologie comparée (*Archives de Morph. gén. et exp.* n° 5, 1922, 174 p., 11 fig. dans le texte et 8 pl. dont 2 en couleurs
- PRUVOT, Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides Polychètes. (*Arch. Zool. exp.*, 1885.)
- QUATREFAGES (de), Note sur le sang des Annélides. (*Ann. des Sc. nat.* 3^e série, t. V, 1846.)
- QUATREFAGES (de), Note sur la cavité générale du corps des Aphlébines et des Siponcles. (*Institut* n° 816, 1849.)
- QUATREFAGES, Mémoire sur la cavité générale du corps des Invertébrés. (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 3^e série, vol. XIV, 1850.)
- QUATREFAGES (de), Études sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 3^e série, vol. XIV, 1850.)

- QUATREFAGES, Histoire naturelle des Annelés. Suites à Buffon, Paris, 1865.
- RACOVITZA, Sur les amibocytes, l'ovogénèse et la ponte chez la *Micronereis variegata*. Clap. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXVIII, p. 153, 1894.)
- RACOVITZA, Sur le rôle des amibocytes chez les Annélides Polychètes. (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. CXX, 1895.)
- RANVIER, Recherches sur les éléments du sang. *Arch. Physiol.*, t. X, 1875.
- RATHKE, Beitrage zur vergleichende Anatomie und Physiologie. Neueste schrift der Naturforsch. Ges. Dantzig., t. III, fasc. IV, 1842.
- REICHERT et BROWN, The cristallography of hemoglobin, *Washington Carnegie Inst. Pub.* n° 116, 1909.
- RENIER, Osservazione postume di Zool. Adriatica. 1804.
- RETTERER, Des hématoblastes de M. Hayem ainsi que de l'origine cytoplasmique ou nucléaire des éléments figurés du sang. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIX, pp. 57-60, 1916.)
- RIBAUCOURT (de); Les néphrocytes (*C. R. Soc. de Biol.*, t. XXVII., 1901.
- ROAF, Urochrome as a derative of chlorophyll. (*Biochem. Journ.*, t. XV, pp. 687-8, 1921.)
- ROLLESTON. The blood corpuscles of Annelids. (*Journ. of Anat. and Physiology*, t. XII, 1878.)
- ROLLETT (1871), in HERMANN, Handbuch der Physiologie.
- ROMIEU (Marc) (1) Observations cytologiques sur les leucocytes de *Perinereis cultrifera* Gr. (*C. R. Ass. Anat.*, 16^e Réunion, Paris 1921, pp. 187-193.)
- ROMIEU (Marc) (2), Sur les éléocytes de *Perinereis cultrifera*. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIII, pp. 246-249, 1921.)
- ROMIEU (Marc) (3), Les inclusions cristallines des éléocytes de *Nereis* et leurs relations avec la granulation éosinophile. (*C. R. Ac. Sc.* t. CLXXIII, pp. 367-369, 1921.)
- ROMIEU (Marc) (4), Morphologie du spermatozoïde du Chetoptère. (*C. R. Ac. Sc.* t. CLXXIII, p. 499, 1921.)
- ROMIEU (Marc) (5), Etude cytologique et microchimique des hématies coelomiques de la *Terebella lapidaria*. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIII, pp. 786-788, 1921.)
- ROMIEU (Marc) (6), Structure et laquage de l'hématie des Glycériens. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXV, pp. 894-896, 1921.)

- ROMIEU (Marc) (7), A propos du spermatozoïde du Chétopère. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXV, pp. 896-897, 1921.)
- ROMIEU (Marc) (8), Sur l'apparition de l'hémoglobine dans les hématies des Invertébrés. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXVI, pp. 68-69.)
- ROMIEU (Marc) (9), Sur l'existence d'une membrane cellulaire et sur ses caractères dans les globules rouges des Polychètes. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXVI, pp. 69-70.)
- ROMIEU (Marc) (10), Contribution à la connaissance de l'histologie et de l'histophysiologie du corps cardiaque des Annélides. (*C. R. Ass. Anat.*, 17^e Réunion, Gand, 1922.)
- ROMIEU (Marc) (11), Sur l'existence de la strie bordante et d'autres formations filamenteuses dans les globules rouges des Invertébrés. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXIV, p. 1088, 1922.)
- ROMIEU (Marc) (12) Sur l'existence de la strie bordante dans les hématies de l'Homme. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXVXVI, p. 1090, 1922.)
- ROMIEU (Marc) (13), Étude spectroscopique comparative du pigment vert du Chétopère et de la chlorophylle de l'Ulve. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXV, pp. 51-54, 1922) (en collab. avec F. Obatón.)
- ROMIEU (Marc) (14), Observations histologiques, histochimiques et spectroscopiques sur le pigment vert du Chétopère. (*Bull. biologique de la France et de la Belgique* t. LVI, fasc. 4, pp. 579-598-1922.)
- ROMIEU (Marc) (15), Méthode de coloration élective du système nerveux chez quelques Invertébrés. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXV, pp. 455-458, 1922.)
- ROSA (D.), Les lymphocytes des Oligochètes. (*Arch. ital. de Biologie*, t. XXV, 1896.)
- ROSA (D.) I linfociti dei Oligochæti (*Mém. Acad. Torino*, vol. XLV 1896.)
- ROSA (D.), I pretesi rapporti genitici tra i linfociti ed il chloragogeno (*Assi della R. Ac. d. Sc. di Torino*, t. XXXIII. 1898.)
- ROSA (D.), Il cloragogo tipico degli Oligocheti. (*Mem. R. Accad. d. Sc. Torino*, t. LII, pp. 119-144, 1902.)
- ROUGET, Note sur l'existence de globules du sang colorés chez plusieurs espèces d'animaux Invertébrés. (*Jour. de la Physiol.* vol. II.)
- RUDERMANN (L.), Recherches sur Ephesia gracilis. Morph. Anat. Hist. (*Paris, Mem. Soc. Zool.*, t. XXIV, pp. 1-96, 1911.)
- SAINT-JOSEPH (de), Annélides polychètes des Côtes de Dinard (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 7^e série, t. I, 1886.)

- SAINT-JOSEPH, *Ibid.* (t. IV, 1888).
 — , *Ibid.* (t. XVII, 1894).
 — , *Ibid.* (t. XX, 1895).
 — , Annélides polychètes des Côtes de France. (*Ibid.*, 8^e série (t. V, 1898).
 SAINT-LOUP, Organisation des Hirudinées. (*Ann. des Sc. nat.*, 6^e série, 1884.)
 SAINT-LOUP, Les Vers. Hist. nat. de la France. Paris Deyrolles, 1896.
 SALENSKY, Études sur le développement des Annélides. (*Arch. de Biologie*, t. IV, 1883.)
 SALENSKY, Morphogenetische Studien an Würmern, IV. (*Mem. Ac. Imp. Sc. St-Petersbourg*, t. XIX, pp. 367-451, 1907.)
 SCHAEPPi, Das chloragogen von Ophelia (*Ien. Zeitch. f. Natw.* t. XXVIII, p. 247. 1894.)
 SCHEKEVITCH, Étude de la destruction des globules rouges dans l'organisme. (*Thèse Fac. Méd. Paris.* 1919.)
 SCHNEIDER (G), Ueber die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychaeten. (*Trav. Soc. Imp. Natural. St-Petersbourg*, t. XXVII. 1896.)
 SCHNEIDER (K. C.), Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Iéna, 1902.
 SCHRIDDE, Die körnelungen der Lymphocyten des Blutes. (*Münch. med. Wochenschr.* 1905.)
 SCHRIDDE, Untersuchungen über die Bildung des Hämoglobins. (*Anat. Anzeiger. B. CCXL*, 1912.)
 SCHRÖDER, Anatomische histologische Untersuchung von Nereis diversicolor O. F. Mull. (*Inaug. Diss. Kiel.*, 1886.)
 SCHWALBE, Kleinere Mittheilungen zur histologie wirbelloser Thiere I. Beitrage zur Kenntniss des Blutes wirbelloser Thiere. (*Archiv. f. mikr. Anat.*, Bd. V. 1869.)
 SCHWARZ (E.), Éosinophilie in *Erg. d. allg. u. Path. Anat.* (Lubarsch) XVII. *Jahrg.*, I Abth. pp. 137-790, 1914.)
 SELENKA, Das gefässsystem der Aphrodita aculeata L. (*Niederl. Arch. f. Zool.*, t. II, 1873.)
 SÉMICHON, La formation des réserves dans le corps adipeux des Melifères solitaires. (*Bull. Mus. Hist. nat.*, n^o 8, 1907.)
 SIAWCILLO, Sur les cellules éosinophiles. (*Ann. Inst. Past.*, t. IX. 1895.)
 SIEDLECKI, Quelques observations sur les rôles des amibocytes dans le coelome d'une Annélide. (*Ann. Inst. Past.*, t. XVII, 1903.)

- SOULIER, Étude sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette. (*Mem. Ac. Sc.*, Montpellier, N. S. n° 2 1891.)
- STEEN, Anat. hist. Untersuchungen von Terebellides Stroemii. (*Inaug. Diss.*, Iéna, 1883.)
- STÉPHAN, Le fonctionnement des grandes cellules à granulations éosinophiles du tissu lymphoïde du Protophère. (*C. R. Soc. Biol.* 1906.)
- STORCH, Zur vergleichenden Anatomie der Polychäten. (*Verh. Ger. D. Natf.*, Leipzig, t. LXXXV, II, pp. 709-711, 1914.)
- TETTENHAMER, Ueber die Entstehung der acidophilen Leucocyten granula aus degenerirender Kernsubstanz. (*Anat. Anz.*, t. VIII, 1893.)
- TREADWELL, On the Heteronereis stage of Nereis Kobiensis. (*Biol. Bull.*, t. IX, p. 226-231, 1905.)
- TURCHINI, Contribution à l'étude de l'histologie comparée de la cellule rénale. (*C. R. Ass. Anat.*, 17^e Réunion, Gand 1922.)
- TWERDOCHLEBOW, Topographie und Histologie des Blutgefäßsystems der Aphroditen. (*Zurich. Vierheljarsch. Natf. Ges.*, t. XVI, pp. 204-214, 1916.)
- VEGEZZI, Recherche sur quelques pigments des Invertébrés : Hélicorubine, Hépatochlorophylle, Tétronérythrine (*Thèse Sciences Fribourg.* (Suisse), 1916.)
- VEJDOVSKY, Ueber die Entwicklung des Herzens bei Criodrilus. (*Sitz. Ber. Königl. böhm. Gesellsch. Wissench.*, Prag, 1879.)
- VEJDOVSKY, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden t. I, Prague, 1879.
- VEJDOVSKY, Zur haemocoelstheorie. (*Zs. wiss. Zool. Leipzig*, t. LXXXII, pp. 80-170, 1905.)
- VEJDOVSKY, Zweiter Beitrag zur haemocoelstheorie. (*Zs. wiss. Zool. Leipzig*, t. LXXXV, pp. 48-73, 2 Taf., 1906.)
- VELICHI, Quantitative spectralanalyse der roten Blutkörperchen bei wirbellosen Tieren. (*Dissert. Berlin.* 1900.)
- VERNE (J.), Les pigments tégumentaires des Crustacés Décapodes (*Thèse Fac. Sc.*, Paris, 1921.)
- VLÈS, Remarques sur les propriétés spectrales de quelques hémoglobines d'Annélides (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, t. CLXIX, n° 6, 1919).
- VOGT et YUNG, Anatomie comparée pratique, 1888.
- WAGNER, Vergl. Phys. des Blutes Bd. I, 1833.
- WEIDENREICH, Die roten Blutkörperchen, I. (*Ergbn. d. Anat. und Entwicklgesch.* t. XII, 1903.)

- WEIDENREICH, *Ibid.*, t. XIV, 1904.
- WEIDENREICH, Morphologische und experimentelle Untersuchungen über Entstehung und Bedeutung der eosinophilen Leucocyten. (*Verh. Anat. Ges.* 1908.)
- WEIDENREICH, Blutkörperchen und Wanderzellen, Jéna, 1911.
- WEIDENREICH, Le globule rouge normal, in Gilbert et Weinberg, 1913.
- WEINBERG et SEGUIN, Recherches biologiques sur l'éosinophilie. (*Ann. Inst. Past.*, t. XXVII, n° 5, 1914.)
- WEINBERG et SEGUIN, *Ibid.*, t. XIX, n° 7, 1915.
- WILLEM, Observations sur l'excrétion chez l'Arénicole in *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, t. VII, pp. 555-576, 2 pl., 1899.
- WILLEM, Recherches sur les néphridies. (*Mem. Acad. Roy. Bruxelles*, série 2, n° 5, pp. 1-68, 4 pl., 1910.)
- WILLEM et MINNE, Recherche sur la digestion et l'absorption intestinale chez le Lombric, in *Livre jubil. van Bambeke*, Bruxelles, pp. 1-22, 1899.
- WILLEM et MINNE, Recherches sur l'excrétion chez quelques Annélides. (*Mem. cour. Acad. de Belgique*, t. LXVIII, 1899.)
- WILLIAMS, On the blood Proper and chylaqueous Fluid of Invertebrate animals. (*Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London*, 1852.)
- WILLIAMS, Annelida. (*Report of the 21^e Meet of Brit. Ass. f. Adv. of Sc.*, 1852.)
- WILLSTATTER et STOLL, Untersuchungen über Chlorophyll., Berlin, 1913.
- WINTERSTEIN, Handbuch der vergleichenden physiologie, Jéna, P., Fischer, 1912.
- WIREN, Orn blodet och blodomloppet hos *Glycera alba*. (*Biol. For. Forhandlingar*, t. I. Stockholm, 1890.)
- WIREN, Om Cirkulation och Digestionsorganem hos Annelider. (*K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar*, t. XXI, n° 7, 1885, Stockholm.)
- ZÜRCHER, Histologie der Körper und Darmmuskulatur und der Hämocoels von *owenia*. Ist die Längsmuskulatur der Körperwand wirklich Cölthelmuskulatur? *Jena Zeit. Naturw.*, t. XLV Bd 1909, pp. 181-220, 4 fig. Taf. 15-20.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

- Fig. 1 et 2. — *Terebella lapidaria*. Hématies *in vivo* montrant les sphérules graisseuses et les grains d'excrétion $\times 1000$.
- Fig. 3. — *Terebella lapidaria*. Hématie. Fixation au sublimé acétique. Coloration hématoxyline ferrique. Soudan III $\times 1000$.
- Fig. 4. — *Triton alpestris*. Larve de 6 millimètres. Hématie chargée de graisse et de plaquettes vitellines. D'après une préparation de M. le professeur Prenant. Flemming. Safranine. Orange (pour comparer avec la figure 6) $\times 1000$.
- Fig. 5. — *Glycera tessellata*. Phagocytose d'hématies par un grand monocyte $\times 1000$.
- Fig. 6. — *Terebella lapidaria*. Hématie. Flemming, safranine, orange $\times 1000$.
- Fig. 7. — *Polycirrus hæmatodes*. $\times$ Hématie *in vivo* $\times 1000$.
- Fig. 8 et 9. — *Notomastus latericeus*. Coloration vitale au bleu de crésyl brillant. Les grains d'excrétion prennent une couleur bleue superposée à leur teinte verte naturelle $\times 1000$.
- Fig. 10. — *Terebella lapidaria*. Hématie dégénérée. Surcharge graisseuse, le noyau a disparu. Sublimé acétique, Hématoxyline ferrique, Soudan III $\times 1000$.
- Fig. 11. — *Terebella lapidaria*. Hématie dégénérée. La cellule est réduite à un sac bourré de grains d'excrétion. Tribondeau. $\times 1000$.
- Fig. 12. — *Notomastus Benedeni*. Hématie jeune. Sublimé acétique, Hémateine-éosine $\times 1000$.
- Fig. 13. *Glycera tessellata*. Hématie. Apparence homogène du noyau. Hématoxyline au fer — éosine $\times 1000$.
- Fig. 14 à 20. *Glycera tessellata*. — Hématie. Division amitotique du noyau. Zenker — formol. Bleu de Unna. $\times 1000$.
- Fig. 21 et 22. — *Spirographis Spallanzanii*. Formes jeunes d'éléocytes. Zenker formol. Mann $\times 1000$.
- Fig. 23 et 24. — *Branchiomma vesiculosum*. Eléocytes. Sublimé. Hémalun — éosine $\times 1000$.

- Fig. 25. — *Lanice conchilaga*. Élécocyte jeune. Apparition des sphérules graisseuses. Sublimé. Mann $\times 1\ 000$.
- Fig. 26 à 28. — *Polycirrus haematodes*. Hématies jeunes. Formes à caractères d'érythroblastes lymphoïdes. Sublimé. Hémalun éosine $\times 1000$.
- Fig. 29. — *Lanice conchilega*. Élécocyte. Les granulations oxyphiles sont rares. Sublimé. Mann $\times 1\ 000$.
- Fig. 30. — *Lanice conchilega*. Dégénérescence des élécocytes. Surcharge uratique. Sublimé. Hémalun-éosine $\times 1\ 000$.
- Fig. 31 et 32. — *Perinereis cultrifera*. Granulocytes oxyphiles. Sublimé eosine. Bleu de Kühne $\times 1000$.
- Fig. 33. — *Perinereis cultrifera*. Granulocyte vacuolaire. Sublimé. Eosine: Bleu de Kühne $\times 1000$.
- Fig. 34. — *Lanice conchilega*. Concrétion uratique composée. $\times 1000$.
- Fig. 35. — *Lanice conchilega*. Hémocyte de la forme microlymphocyte à noyau très colorable. Sublimé. Hémalun-éosine $\times 1000$.
- Fig. 36. — *Perinereis cultrifera*. Granulocyte vacuolaire. Sublimé. Eosine. Bleu de Kühne $\times 1000$.
- Fig. 37. — *Perinereis cultrifera*. Granulocyte vacuolaire. Tribondeau. $\times 1000$.
- Fig. 38. — *Glycera tessellata*. Granulocyte à grains basophiles et métachromatiques. Zenker — formol. Eosine — vert de méthyle. $\times 1000$.
- Fig. 39. — *Amphitrite Edwardsii*. Élécocyte mûr montrant les granulations oxyphiles, les grains verts et les sarcolytes. Sublimé. Mann. $\times 1000$.
- Fig. 40. — *Lanice conchilega*. Phagocytose d'élécocytes par d'autres élécocytes. Sublimé Mann. $\times 1000$.
- Fig. 41 et 42. — *Amphitrite Edwardsii*. Hémocytes du type grand lymphocyte et monocyte. Sublimé. Mann. $\times 1000$.
- Fig. 43. — *Lanice conchilega*. Élécocyte mûr. Sublimé. Mann. $\times 1000$.
- Fig. 44. — *Perinereis cultrifera*. Grains éosinophiles du coelome. Sublimé-eosine. Bleu de Kühne $\times 1000$.
- Fig. 45. — *Perinereis cultrifera*. Phagocytose de granulocytes par un grand leucocyte. Sublimé. Eosine — Bleu de Kühne $\times 1000$.
- Fig. 46. — *Spirographis Spallanzanii*. Élécocyte mûr. Le noyau n'a pas été figuré. Les grains oxyphiles sont abondants et volumineux. Sublimé. Mann. $\times 1000$.
- Fig. 47. — *Perinereis cultrifera*. Phagocytose d'un granulocyte volumineux par un élécocyte. Sublimé, éosine, bleu de Kühne $\times 1000$.

Fig. 48. — *Sabella pavonina*. Éléocyte mûr. Corps en fuseaux phagocytés. Sublimé, hémalum — éosine $\times 1000$.

PLANCHE II

Fig. 1 et 2. — *Perinereis cultrifera*. Éléocyte en voie d'accroissement. Sublimé, éosine, bleu de Kühne $\times 1000$.

Fig. 3 et 4. — *Perinereis cultrifera*. Leucocytes hyalins contenant des fibrilles acidophiles. Sublimé, éosine, bleu de Kühne $\times 1000$.

Fig. 5 et 6. — *Perinereis cultrifera*. Éléocytes contenant des « corps en fuseaux ». Sublimé, éosine, bleu de Kühne $\times 1000$.

Fig. 7. — Cristaux de chétoptérine. Teinte naturelle $\times 700$.

Fig. 8. — *Amphitrite rubra*. Éléocyte mûr. Sublimé, Mann $\times 1000$.

Fig. 9. — *Perinereis cultrifera*. Éléocyte contenant des corps en fuseaux $\times 1000$.

Fig. 10. — *Chætopterus variopedatus*. Leucocyte à chétoptérine du coelome $\times 1000$.

Fig. 11. — *Chætopterus variopedatus*. Cellule intestinale à grains verts et bordure ciliée. Segment moyen du corps. Zenker — formol, hématoxyline ferrique, éosine. Teinte naturelle des grains $\times 1000$.

Fig. 12. — Cristaux de chétoptérine. Teinte naturelle $\times 700$.

Fig. 13. — *Johnstonia*. Leucocytes à grains d'excrétion de l'organe juxtanéphridien $\times 1000$.

Fig. 14. — *Clymene lumbricoides*. Leucocyte fusiforme ayant phagocyté des grains d'excrétion $\times 1000$.

Fig. 15. — *Perinereis cultrifera*. Petit vaisseau transversal contenant de nombreux hémocytes en voie d'amarose. L'épithélium péritonéal produit des éléocytes qui s'accroissent en restant accolés au vaisseau. Duboscq — Brazil, Hémalum — éosine $\times 1000$.

Fig. 16 et 17. — Cristaux de chétoptérine groupés. Teinte naturelle $\times 700$.

Fig. 18. *Perinereis cultrifera*. Deux petits vaisseaux en coupe transversale montrant des hémocytes et leur endothélium externe. Duboscq — Brazil, Hémalum — éosine $\times 1000$.

Fig. 19 et 20. — *Chætopterus variopedatus*. Leucocytes à graisses jouant le rôle de cellules vitellines. Sublimé, hémalum — éosine $\times 1000$.

Fig. 21. — *Chætopterus variopedatus*. Leucocytes à grains verts. Sublimé, hémalum, éosine $\times 1000$.

Fig. 22. — *Johnstonia*. Leucocytes de l'organe juxtanéphridien

chargés de produits d'excrétion phagocytés. Formol, éosine, bleu Kühne $\times 1000$.

Fig. 23. — *Aphrodite aculeata*. Cellules fusiformes à grains de tétronythine de la paroi du vaisseau dorsal de l'Aphrodite. Étalement sur le frais. Sublimé, hémalum, éosine. Teinte naturelle des grains $\times 1000$.

Fig. 24 et 25. — *Johnstonia*. Leucocytes fusiformes à grains d'excrétion. Formol, hémalum — éosine $\times 1000$.

Fig. 26. — *Amphitrite rubra*. Jeune granulocyte du coelome. Sublimé, Tribondeau $\times 1000$.

Fig. 27. — Cristaux d'hémine de la chlorocruorine du *Spirographis Spallanzanii* $\times 700$.

Fig. 28. — *Eulalia viridis*. Granulocyte jouant le rôle de cellules vitellines. Bouin. Hématoxyline ferrique, éosine $\times 1000$.

Fig. 29 et 30. — *Pista cristata*. Éléocytes *in vivo* vus de face et de profil $\times 1000$.

Fig. 31. — *Terebella lapidaria*. Hématie montrant la strie bordante et les sphérules graisseuses. Regaud, Soudan III $\times 1000$.

Fig. 32. — Hématie humaine d'anémie pernicieuse montrant la strie bordante. Tribondeau $\times 1000$.

Fig. 33. — Anneau libre dans le sang de l'anémie pernicieuse. Tribondeau $\times 1000$.

Fig. 34 et 35. — Hématie humaine montrant la strie bordante. Méthode personnelle à l'or $\times 1000$.

Fig. 36. — Cristaux de chlorocruorine. Teinte naturelle $\times 700$.

Fig. 37. — *Chætopterus variopedatus*. Phagocytose de spermatozoïdes par un coelomocyte. Sublimé, hémalum — éosine $\times 1000$.

Fig. 38. — *Chætopterus variopedatus*. Phagocytose d'une spermatide. Sublimé, hémalum, éosine $\times 1000$.

Fig. 39. — *Chætopterus variopedatus*. Leucocytes à grains bruns $\times 1000$.

Fig. 40 et 41. — Hématies humaines hémolysées et traitées par la krystallviolet. Strie bordante $\times 1000$.

PLANCHE III

Fig. 1. — *Travisia Forbesii*. Hématies *in vivo* $\times 1000$.

Fig. 2. — *Travisia Forbesii*. Hématies. Sublimé $\times 1000$.

Fig. 3. — *Travisia Forbesii*. Hématie vue de profil *in vivo* $\times 1000$.

- Fig. 4. — *Notomastus Benedeni*. Hématie jeune à forme de lymphocyte. Sublimé, hémalun — éosine $\times 1000$.
- Fig. 5 et 6. — *Notomastus Benedeni*. Hématies montrant des grains d'excrétion encore peu volumineux. Sublimé, hémalun, éosine $\times 1000$.
- Fig. 7. — *Notomastus Benedeni*. Microcyte anucléé. Probablement fragment d'hématie $\times 1000$.
- Fig. 8 et 9. — *Notomastus Benedeni*. Hématies pliées en deux sous l'influence de l'hypertonie *in vivo* $\times 1000$.
- Fig. 10. — *Polycirrus hæmatodes*. Hématies. Sublimé, hémalun, éosine-orange $\times 1000$.
- Fig. 11. — *Polycirrus hæmatodes*. Début de l'hémolyse $\times 1000$.
- Fig. 12. — *Polycirrus hæmatodes*. Hématie hémolysée $\times 1000$.
- Fig. 13. — *Notomastus Benedeni*. Granulocyte amphobile — basophile. Sublimé, vert de méthyle — éosine $\times 1000$.
- Fig. 14 et 15. — *Glycera tessellata*. Hématie vue de profil *in vivo* $\times 1000$.
- Fig. 16 et 17. — *Glycera tessellata*. Hématies fixées vues de face. On remarque les grains d'excrétion. Les sphérules graisseuses que j'y ai décelées ne sont pas visibles ici. Sublimé, hématoxyline ferrique, éosine-orange $\times 1000$.
- Fig. 18. — *Terebella lapidaria*. Hématie *in vivo*. On distingue les sphérules graisseuses et les grains bruns $\times 1000$.
- Fig. 19. — *Terebella lapidaria*. Hématie. Sublimé, éosine-orange $\times 1000$.
- Fig. 20 à 24. — *Terebella lapidaria*. Hématies. Amitoses. Sublimé, hématoxyline au fer, éosine $\times 1000$.
- Fig. 25. — *Terebella lapidaria*. Hémocytoblaste. Méthode de Regaud. $\times 1000$.
- Fig. 26. — *Terebella lapidaria*. Hématie jeune. Zenker — formol, hémalun, éosine-orange $\times 1000$.
- Fig. 27. — *Terebella lapidaria*. Hématie jeune en amitose. Zenker — formol, hémalun, éosine-orange $\times 1000$.
- Fig. 28, 29 et 30. — *Terebella lapidaria*. Hématies jeunes et adultes vues en coupe. Méthode de Regaud $\times 1000$.
- Fig. 31. — *Perinereis cultrifera*. Trois hémocytes à noyau découpé. Duboscq-Brazil, hématoxyline au fer — éosine $\times 1000$.
- Fig. 32 et 33. — *Terebella lapidaria*. Hématies adultes sur coupes. Méthode de Regaud $\times 1000$.

- Fig. 34. — *Arenicola marina*. Groupe de cinq hémocytes dont deux du type ovoïde. Sublimé, éosine, bleu de Kühne $\times 1000$.
- Fig. 35. — *Perinereis cultrifera*. Groupe de cinq hémocytes. Duboscq-Brazil, hématoxyline au fer, éosine $\times 1000$.
- Fig. 36 à 38. — *Arenicola marina*. Cœlomocytes. Sublimé, hémalun, éosine-orange $\times 1000$.
- Fig. 39. — *Amphitrite Edwardsii*. Leucocyte fusiforme très allongé. Zenker — formol, hémalun — éosine $\times 1000$.
- Fig. 40 à 44. — *Lanice conchilega*. Cœlomocytes du type lymphocyte et leucocyte fusiforme $\times 1000$.
- Fig. 45 et 46. — *Amphitrite Edwardsii*. Hémocytes $\times 1000$.
- Fig. 47. — *Arenicola marina*. Leucocyte fusiforme $\times 1000$.
- Fig. 48 et 49. — *Arenicola marina*. Deux cœlomocytes dont l'un chargé de graisse. Sublimé, hématoxyline au fer, éosine $\times 1000$.
- Fig. 50. — *Perinereis cultrifera*. Éléocyte montrant un cristal rhombique. Bouin, hématoxyline au fer, éosine lente $\times 1000$.
- Fig. 51 à 53. — *Eulalia viridis*. Cœlomocytes $\times 1000$.

PLANCHE IV

- Fig. 1. — *Terebella lapidaria*. Coupe d'une portion du cœur branchial montrant les cordons du corps cardiaque. Absence de lumière dans ces cordons. Présence d'un endothélium à leur surface. Zenker — formol, hématoxyline au fer, éosine $\times 460$.
- Fig. 2. — *Audouinia tentaculata*. Hémocyte $\times 1000$.
- Fig. 3 et 4. — *Pista cristata*. Hémocytes. Bouin, hémalun, éosine $\times 1000$.
- Fig. 5. — *Travisia Forbesii*. Leucocytes à chondriocotes courts. Méthode de Regaud $\times 1000$.
- Fig. 6. — *Pista cristata*. Coupe d'une portion d'un^e petit vaisseau périœsophagien montrant un endothélium interne et le coagulum sanguin un peu rétracté. Sublimé, hémalun, éosine $\times 1000$.
- Fig. 7 à 9. — *Glycera tessellata*. Cellules de Kollmann montrant le filament annulaire. Méthode de Regaud $\times 1000$.
- Fig. 10. — *Terebella lapidaria*. Hémocytoblaste. Méthode de Regaud $\times 1000$.
- Fig. 11. — *Pectinaria auricoma*. Coupe d'une portion du vaisseau dorsal intestinal montrant le corps cardiaque. Nombreux noyaux en amitose. Bouin, hémalun — éosine $\times 1000$.
- Fig. 12. — *Amphitrite Edwardsii*. Coupe d'une partie du corps car-

diague vers le centre du cœur. Abondance des grains d'excrétion. Quelques concrétions assez grosses. Existence d'un endothélium. Bouin, safranine — acide picrique $\times 1000$.

PLANCHE V

- Fig. 1. — *Amphitrite rubra*. Leucopoièse aux dépens de l'épithélium coelomique. Sublimé, hémalun — éosine $\times 700$.
- Fig. 2. — *Magelona papillicornis*. Vaisseau dorsal dans la région antérieure du corps. Coupe transversale. Le vaisseau contient un grand nombre d'hématies anucléées de très petite taille. Sublimé, hémalun, éosine $\times 1000$.
- Fig. 3. — *Magelona papillicornis*. Hématies de dimensions exceptionnelles prises dans la trompe. Bouin, hématoxyline au fer $\times 1000$.
- Fig. 4. — *Magelona papillicornis*. Hématies de dimension courante, prises dans une coupe de la trompe. Bouin, hématoxyline au fer $\times 1000$.
- Fig. 5. — *Dodecaceria concharum*. Coupe transversale des vaisseaux dorsaux montrant le corps cardiaque qui occupe presque toute la lumière du vaisseau dorsal principal. Hémocytes dans le vaisseau dorsal accessoire. Bouin, hémalun, éosine $\times 700$.

PLANCHE VI

- Fig. 1 à 6. — *Clymene lumbricoides*. Formes de transition du leucocyte hyalin sphéroïdal au leucocyte fusiforme. Sublimé, hématoxyline au fer — éosine $\times 1000$.
- Fig. 7. — *Aphrodite aculeata*. Coupe d'une portion du vaisseau dorsal montrant des hémocytes et le faible coagulum que donne le sang vasculaire. Sublimé, hémalun — éosine $\times 700$.
- Fig. 8. — *Perinereis cultrifera*. Série de cristaux des éléocytes. Bouin, hématoxyline au fer, éosine $\times 1000$.
- Fig. 9. — *Lumbriconereis Nardonis*. Leucocyte hyalin à noyau irrégulier $\times 1000$.
- Fig. 10. — *Stylarioides monilifer*. Coelomocyte $\times 1000$.
- Fig. 11. — *Amphitrite rubra*. Production d'éléocytes aux dépens de l'épithélium péritonéal. Sublimé. Tribondeau $\times 700$.

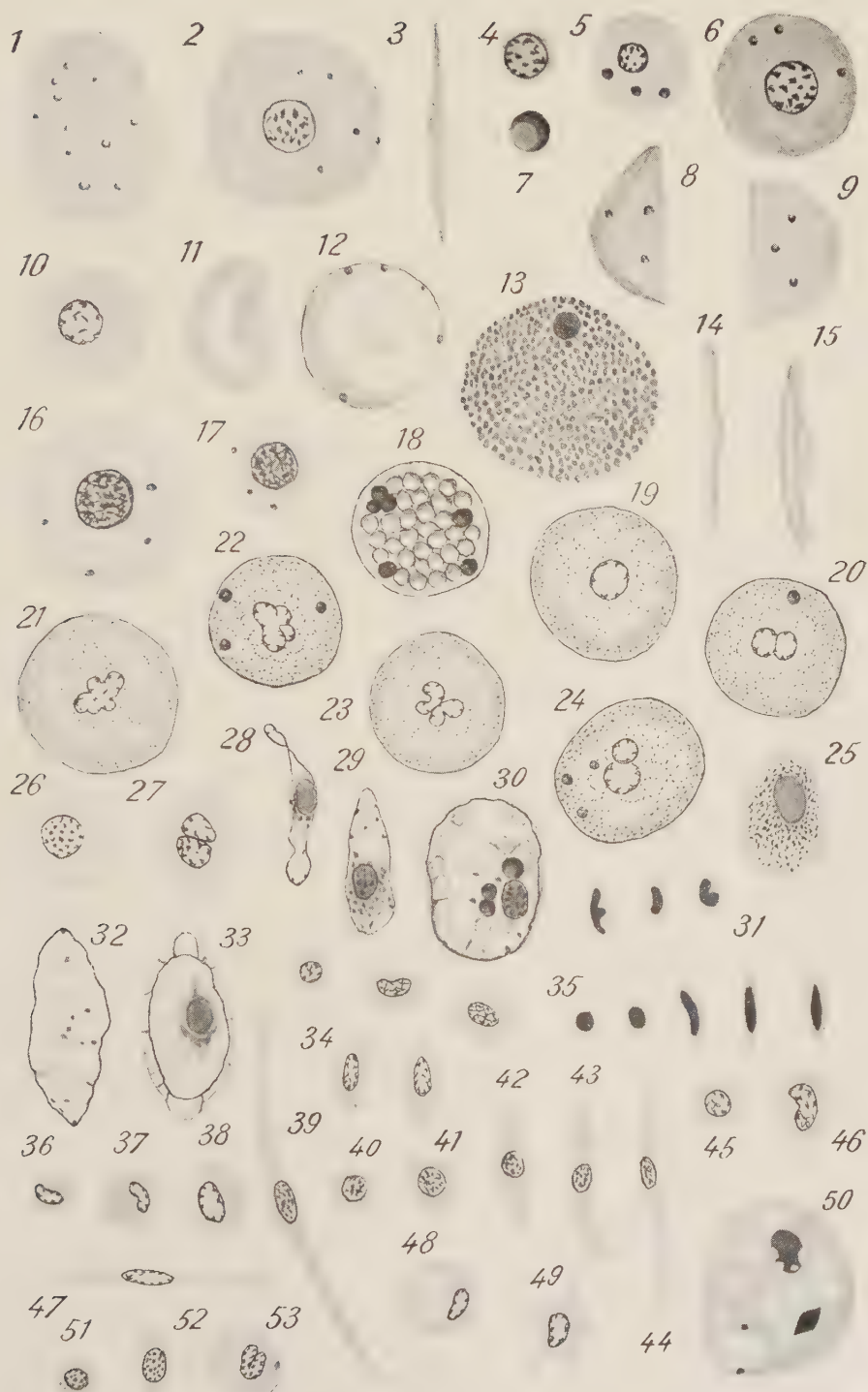
PLANCHE VII

- Fig. 1. — *Chloræma Dujardini*. Coupe de la partie moyenne du cœur. Présence de filaments ergastoplasmiques dans les cellules du corps cardiaque. Absence de lumière dans cet organe. Bouin, hématoxyline ferrique — éosine $\times 700$.
- Fig. 2. — *Chloræma Dujardini*. Une coupe de la même série vers l'extrémité antérieure du corps cardiaque. Noyaux endothéliaux sur cet organe. Une coupe plus antérieure encore montrerait de nombreuses mitoses. Bouin, hématoxyline ferrique, éosine $\times 700$.
-

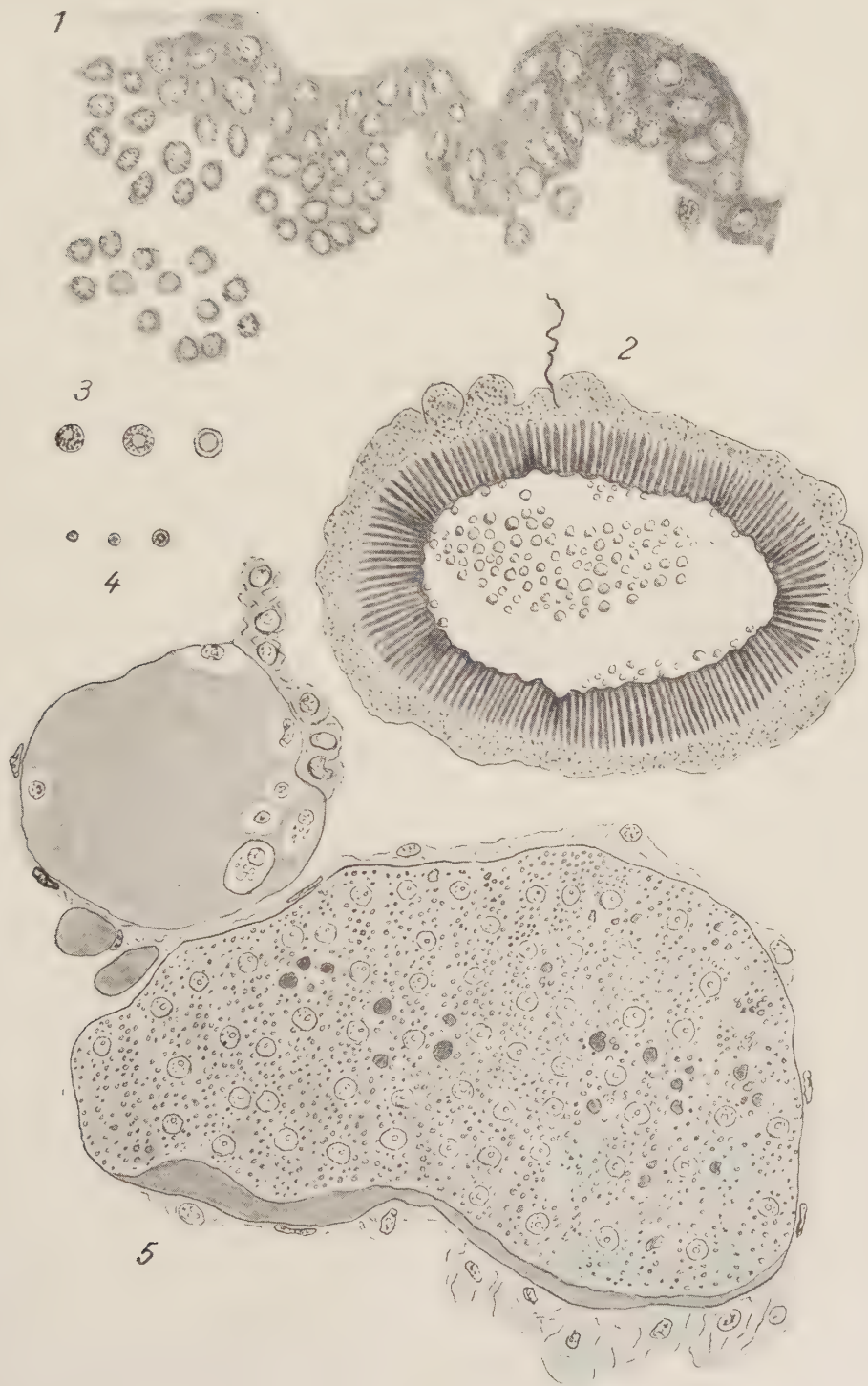




PLANCHE II







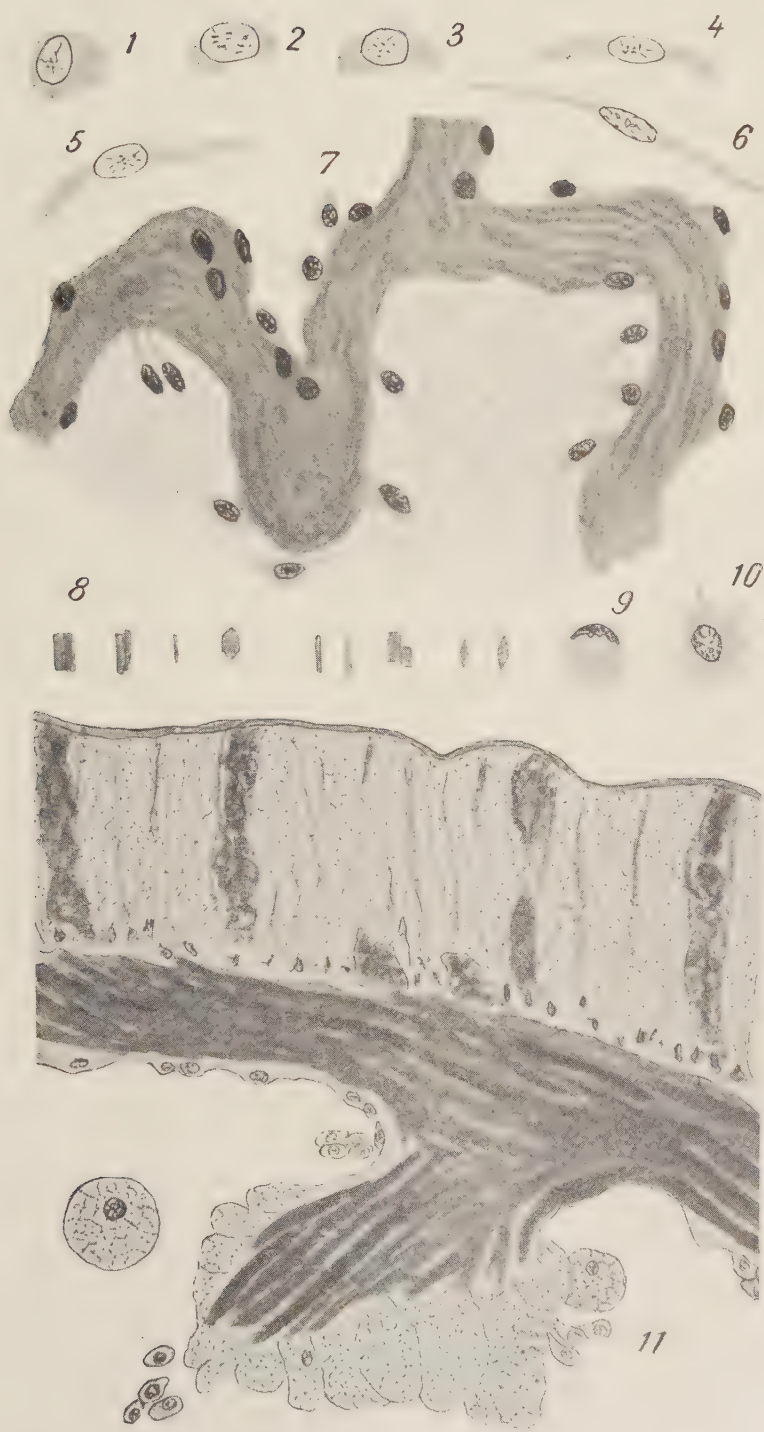


PLANCHE VI



TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
Technique et espèces étudiées.....	10
Historique.....	15
Généralités et divisions du travail.....	20

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE ET MICROCHIMIQUE DES ÉLÉMENTS DE LA LYPHPE ET DU SANG

CHAPITRE I. — Polychètes pourvus d'un appareil circulatoire à sang coloré et d'une lympe à hématies....		25
1 ^o <i>Terebella lapidaria</i>		26
2 ^o <i>Travisia Forbesii</i>		44
CHAPITRE II. — Polychètes pourvus d'un appareil circulatoire à sang coloré et d'une lympe à éléocytes..		51
1 ^o <i>Perinereis cultrifera</i>		51
2 ^o <i>Amphitrite Edwardsii</i>		69
3 ^o <i>Amphitrite rubra</i>		78
4 ^o <i>Lanice conchilega</i>		83
5 ^o <i>Pista cristata</i>		88
6 ^o <i>Spirographis Spallanzanii</i>		91
7 ^o <i>Sabella pavonina</i>		95
8 ^o <i>Branchiomma vesiculosum</i>		97
9 ^o <i>Dodecaceria concharum</i>		98
CHAPITRE III. — Polychètes pourvus d'un appareil circulatoire à sang coloré et d'une lympe à leucocytes.		101
1 ^o <i>Arenicola marina</i> et <i>Grubii</i>		101
2 ^o Maldaniens		107
3 ^o Chlorémiens.....		112

4 ^o Euniciens.....	114
5 ^o Amphicténiens.....	116
6 ^o <i>Audouinia tentaculata</i>	117
CHAPITRE IV. — Polychètes pourvus d'un appareil circulatoire dont le sang est incolore.....	120
1 ^o Phyllodociens.....	120
2 ^o Aphroditiens : <i>Aphrodite aculeata</i>	130
3 ^o <i>Lepidonotus squamatus</i>	137
4 ^o Syllidiens.....	141
5 ^o <i>Chætopterus variopedatus</i>	142
CHAPITRE V. — Polychètes pourvus d'un appareil circulatoire contenant des hématies vraies.....	153
1 ^o <i>Magelona papillicornis</i>	153
CHAPITRE VI. — Polychètes sans appareil circulatoire pourvus d'une lymphe à hématies.....	158
1 ^o <i>Polycirrus hæmatodes</i>	158
2 ^o Capitelliens.....	162
3 ^o Glycériens.....	170

DEUXIÈME PARTIE

ORGANES HÉMATOPOIÉTIQUES ET CORPS CARDIAQUE. —
ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIQUE

CHAPITRE I. — Les organes hématopoiétiques et les organes phagocytaires.....	183
CHAPITRE II. — Le corps cardiaque. Histologie et histophysio- logie.....	190
1 ^o Historique.....	190
a. Origine embryologique.....	193
b. Signification morphologique.....	194
c. Rôle physiologique.....	195
2 ^o Etude histologique.....	198
a. <i>Amphitrite Edwardsii</i>	200
b. <i>Lanice conchilega</i>	202
c. <i>Terebella lapidaria</i>	203
d. <i>Pectinaria auricoma</i>	203
e. <i>Dodecaceria concharum</i>	205

TABLE DES MATIÈRES 339

1. <i>Chlorœma Dujardini</i>	206
3 ^o <i>Étude embryologique</i>	207
4 ^o <i>Étude histochimique</i>	209

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE HISTOPHYSIOLOGIQUE GÉNÉRALE ET COMPARATIVE
DE LA LYPHPE ET DU SANG..... 216

CHAPITRE I. — Le sang vasculaire	218.
1 ^o Polychètes à sang incolore.....	218
2 ^o Polychètes à sang coloré.....	224
a. Les pigments du sang.....	226
b. Les hémocytes.....	233
CHAPITRE II. — La lympe périviscérale	242
1 ^o Les leucocytes proprement dits.....	245
2 ^o Les éléocytes.....	254
a. Granulations oxyphiles.....	256
b. Inclusions cristallines et grains verts..	259
3 ^o Les hématies.....	264
a. Forme générale et structure.....	264
b. Endosome et noyau.....	279
c. Hémolyse et origine de l'hémoglobine..	284
d. Ontogénèse et phylogénèse de l'hématie.	289
CHAPITRE III. — Rapports morphologiques et physiologiques entre la lympe et le sang circulant. — Hy- pothèse expliquant les variations observées..	294
Résumé et conclusions.....	299
Index bibliographique.....	309
Explication des planches.....	329

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE :

Les chlorophylles animales

PALÉONTOLOGIE :

L'Homme de Néanderthal

Vu et approuvé :

Paris, le 17 novembre 1922

Le doyen de la Faculté des Sciences.

M. MOLLIARD

Vu et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie
de Paris

P. APPELL

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÈTE.

